УДК 581.9

© В. В. Чуб, Е. В. Мавродиев

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТОВЫХ СЕРИЙ В СЕМЕЙСТВЕ *COMMELINACEAE* В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ О ЧИСЛЕ И ГОМОЛОГИИ ПРОФИЛЛОВ ОДНОДОЛЬНЫХ

V. V. CHOOB, E. V. MAVRODIEV. MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF THE LEAF SERIES IN THE *COMMELINACEAE* FAMILY WITH SPECIAL EMPHASIS ON THE NUMBER OF PROPHYLLS AND THEIR HOMOLOGY IN MONOCOTS

Предлистья, развивающиеся на экстравагинальных побегах коммелиновых, не имеют ясной двукилеватой структуры; напротив, профиллы, развивающиеся на интравагинальных побегах, всегда двукилеватые. Интравагинальный побег в ходе развития способен занять положение вне влагалища своего кроющего листа. В ряде случаев морфологические особенности предлиста коммелиновых (в том числе и развитие на нем 2 килей), а также число катафиллов в основании их боковых побегов зависят от положения бокового побега в составе целого растения. Поставленные эксперименты по искусственному изменению направления роста и типа возобновления пазушных побегов ряда коммелиновых приводят к появлению двукилеватых профиллов у тех видов, у которых предлистья обычно лишены 2 килей. В пазухе предлиста у исследованных видов *Commelinaceae* закладывается единственная почка, расположенная, в случае развития его килей, напротив одного из них. Медиану предлиста *Commelinaceae* следует проводить по тому из килей профилла, напротив которого развивается почка. Развитие двувершинного предлиста у коммелиновых не является правилом. Соцветие *Zebrina pendula* не имеет принципиальных морфологических отличий от соцветий прочих *Commelinaceae*. Сравнительно-морфологический анализ не подтверждает гипотезу о том, что *Z. pendula* имеет 2 предлиста (Скворцов, Костина, 1994).

Ключевые слова: морфология, листовые серии, профиллы, однодольные, *Commelinaceae*.

Вопрос о филогенетических связях между однодольными и двудольными до сих пор обсуждается в литературе. При этом многие исследователи считают, что двудольные являются анцестральной группой для однодольных (Takhtajan, 1997). Вследствие этого вопрос о гомологизации боковых побегов однодольных и двудольных растений имеет существенный теоретический интерес.

Листовые серии боковых побегов у этих групп растений значительно отличаются друг от друга: у двудольных в основании бокового побега обычно находятся 2 филлома, медианы которых лежат в трансверзальной плоскости побега; у однодольных, напротив, первым на боковом побеге обычно располагается единственный адоссированный филлом, т. е. лист, развернутый спинной стороной к оси предыдущего порядка («материнской оси»). Для обозначения первых филломов боковых побегов P. Turpin в 1819 г. (цит. по: Tomlinson, 1970) ввел термин «предлист». Изначально предлист считали гомологом семядоли главной оси (Eichler, 1875). Часто на предлисте однодольных видны 2 отчетливых киля и двузубчатый апекс; и эти морфологические особенности, казалось бы, указывают на то, что он возник в результате срастания 2 филломов (Goebel, 1923; Серебряков, 1952; Имс, 1963).

Коммелиновые имеют некоторые морфологические особенности, которые, по мнению ряда авторов (Имс, 1963), сближают *Commelinaceae* с двудольными. Так, отмечалось, что у отдельных представителей семейства положение почечки зародыша строго терминальное и имеются «следы второй семядоли» (Имс, 1963). Любопытно, что при этом в семядолях коммелиновых развивается 2 проводящих пучка (Скворцов, Костина, 1994).

В исследовании А. К. Скворцова и М. В. Костиной (1994) указывается, что листовая серия боковых побегов *Zebrina pendula* Schnizl., подобно листовой серии

побегов типичных двудольных, начинается 2 трансверзальными чешуевидными листьями, которые следует считать 2 настоящими профиллами, очевидно, гомологичными «обычному» адоссированному двукилеватому предлисту, свойственному многим другим коммелиновым. Здесь же высказана гипотеза, что в пределах сем. *Commelinaceae*, возможно, удастся построить переходный морфологический ряд от единственного адоссированного предлиста к 2 трансверзальным (Скворцов, Костина, 1994).

Однако ранее W. Troll (1954) высказал иную точку зрения на состав листовой серии боковых побегов *Zebrina pendula*: хотя она и начинается 2 чешуевидными листьями, только первый из них является предлистом. Ниже мы обсуждаем это принципиальное противоречие.

О термине «предлист»

Предлистья в немецкой ботанической литературе изначально рассматривали как низовые листья, резко отличающиеся от остальных листьев серии по форме (Eichler, 1875). Однако в дальнейшем стало понятно, что габитуальных отличий у предлистьев может и не быть (Ruter, 1918; Blaser, 1944; Tomlinson, 1970). В зависимости от положения бокового побега в осевой системе растения и формы наблюдаемых филломов E. Ruter (1918) предложила классифицировать предлистья на катапрофиллы (Niederblattvorblätter), фотопрофиллы (Laubblattvorblätter) и брактеопрофиллы (Inflorescenzvorblätter). Не менее важным методическим приемом оказалось сравнение всех типов предлистьев одного и того же растения между собой (Ruter, 1918; Серебрякова, 1971; Алексеев, 1974; Скворцов, Костина, 1994). Во многих случаях предлист у части боковых побегов мог претерпевать редукцию и не обнаруживался при наблюдениях (Ruter, 1918).

Таким образом, габитуальное отличие не является необходимым для выделения предлистьев и не каждый первый наблюдаемый лист на боковой оси можно считать предлистом (Ruter, 1918; Blaser, 1944; Цвелев, 1997).

В задачу настоящего исследования не входит обсуждение взглядов на морфологическую природу профиллов. Для его целей достаточно формализовать понятие «предлист» и вслед за И. Г. Серебряковым (1952) считать предлистья «началом системы координат», «необходимым условием» для установления филлотаксиса боковой оси. У однодольных единственный профилл может быть смещен из своего «идеального» (адоссированного) положения, редуцирован, но никогда не исчезает из листовой серии бесследно.

Структурные следствия изменения числа предлистьев у *Zebrina pendula*

Изменение числа предлистьев должно иметь ряд очевидных морфологических следствий. Так, если верно предположение о том, что у *Zebrina pendula* 2 предлиста, которые гомологичны единственному предлисту других растений семейства, то у различных *Commelinaceae* мы должны наблюдать все более глубокое расщепление единственного профилла на 2 филлома с последующим удлинением междоузлия между ними. Иными словами, возможные переходы от единственного адоссированного предлиста к 2 трансверзальным должны составить морфологический ряд. Тогда хотя бы у некоторых коммелиновых должны наблюдаться предлистья с двузубчатым апексом.

Кроме того, в пазухе характерного для большинства коммелиновых единственного предлиста следует ожидать образования 2 почек: только в этом случае его следует считать гомологом 2 трансверзальных профиллов *Zebrina pendula*.

По мнению некоторых исследователей (Blaser, 1944), наличие 2 килей на предлисте однодольных объясняется давлением на развивающийся профилл оси предыдущего порядка. Справедливо отмечалось, что *Zebrina pendula* ветвится экстравагинально (Скворцов, Костина, 1994). Очевидно, что при таком способе возобновления

боковых побегов давление материнской оси на примордий профилла плагиотропного побега минимально. Этим также можно объяснить отсутствие килей на первом листе боковых побегов *Zebrina pendula*. Если предложенное объяснение верно, то можно ожидать, что на экстравагинальных побегах у *Commelinaceae* двукилеватая структура профилла не выражена. Если же двукилеватая структура предлиста возникает в результате срастания 2 филломов, то описанной зависимости формы предлиста от типа возобновления побегов наблюдаться не должно.

Материалы и методы

В условиях культуры изучены представители 15 таксонов *Commelinaceae*: *Callisia elegans* Alexand. ex H. E. Moore, *C. fragrans* (Lindl.) Woodson, *C. repens* L., *Cyanotis somaliensis* C. B. Clarke, *Dichorisandra reginae* (Lind. et Rodig.) H. E. Moore, *Rhoeo spathacea* (Swartz) Stearn, *Setcreasia pallida* Rose, *Tradescantia albiflora* Kunth, *T. × andersoniana* Ludw. et Rohw., *T. crassula* Link et Otto, *T. fluminensis* Vell., *T. navicularis* Ortg., *T. sillamontana* Matuda, *T. virginiana* L., *Zebrina pendula* Schnizl., *Z. purpusii* Brueckn. Растения определяли по вегетативным признакам (Коновалова, 1991).

Для получения массового материала проводили стимуляцию образования боковых побегов с помощью обрезки.

Органотаксис анализировали методом диаграмм (Eichler, 1975). Отметим, что у многих коммелиновых провести точную проекцию последующего листа на нижележащий помогает брюшной шов, который обычно покрыт шипиками или «бородкой» из волосков. Обычно он и продолжается на нижележащее междоузлие (рис. 3, *3*, *в*). В случаях двурядного листорасположения основание шва всегда показывает на боковую почку.

С целью изучения влияния давления материнской оси на форму предлиста проводили искусственное изменение возобновления и направления роста побегов у *Callisia fragrans* и *Zebrina pendula*, для которых характерны экстравагинальные плагиотропные побеги. При этом влагалище кроющего листа оборачивали пластиковой лентой и укрепляли ее на растении шпагатом, а верхнюю часть материнского побега отрезали. Это приводило к развитию из пазушной почки бокового побега, который был «вынужден» расти ортотропно и, по крайней мере на ранних этапах развития, интравагинально. Результаты эксперимента анализировали через 3 недели (рис. 2, *1*—*4*).

Результаты

1. Возобновление побегов

Основным критерием оценки типа возобновления пазушного побега является направление роста его верхушки. Если растущий апекс находится во влагалище кроющего листа, то побег называют интравагинальным, а если апекс бокового побега пробивает влагалище кроющего листа, побег считается экстравагинальным (Серебрякова, 1971). Направление роста побега и особенности его возобновления коррелируют: как правило, экстравагинальный побег растет плагиотропно (диагеотропно), а интравагинальные побеги развиваются как ортотропно, так и плагиотропно.

По нашим данным, *Callisia repens*, *Cyanotis somaliensis* (рис. 1, *1*), *Tradescantia albiflora* и *T. fluminensis* имели только интравагинальные побеги, не прорывающие влагалище кроющего листа.

У *Callisia elegans*, *Setcreasia pallida* (и, возможно, *Tradescantia albiflora*) побеги развиваются интравагинально, но на поздних этапах развития они прорывают влагалище кроющего листа и занимают вневлагалищное положение. Боковые побеги

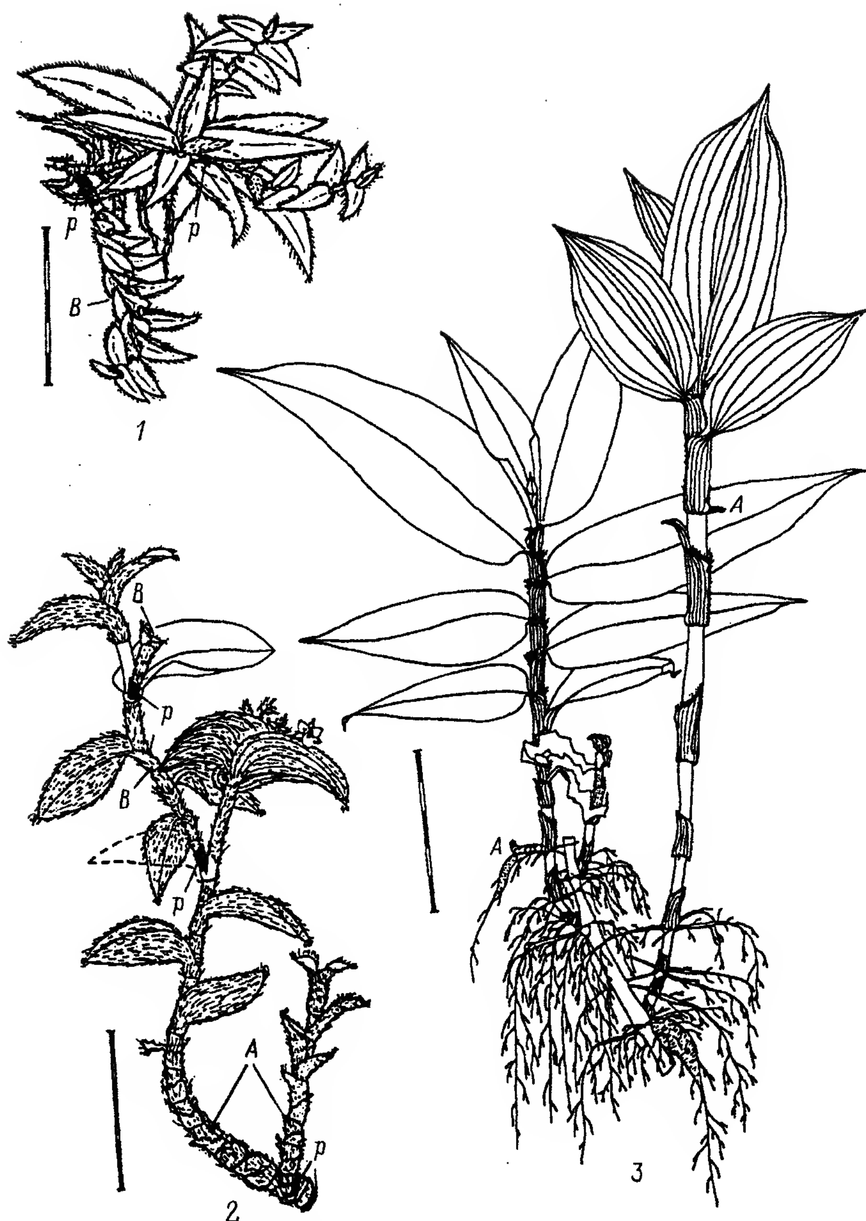


Рис. 1. Возобновление побегов некоторых *Commelinaceae*.

Развитие экстравагинальных (*A*) и интравагинальных (*B*) побегов, *p* — предлист. *1* — *Cyanotis somaliensis*, *2* — *Tradescantia sillamontana*, *3* — *Dichorisandra reginae*. Масштабная линейка — 5 см.

Tradescantia fluminensis прорывают основания кроющих листьев нерегулярно и также достаточно поздно. У *T. crassula*, напротив, интравагинальный побег рано изменяет направление роста за счет изгиба гипоподия и прорывает кроющее влагалище адаксиальной стороной. Важно отметить, что без специального анализа побеги этого растения очень легко принять за экстравагинальные.

«Механика» разрыва кроющего влагалища у всех перечисленных видов различна и требует дальнейшего изучения, однако важнейшей особенностью является то, что ни у одного из них влагалище кроющего листа не прорывается апексом бокового

побега. В силу этого боковые побеги перечисленных видов мы также считаем интравагинальными. Сходная ситуация описана для ряда осок (Хохряков, 1963, цит. по: Алексеев, 1965; Алексеев, 1974).

Исключительно экстравагинальные побеги наблюдали у *Callisia fragrans*, *Dichorisandra reginae* (рис. 1, *3*), *Zebrina pendula* и *Z. purpusii*.

В пределах побеговой системы *Rhoeo spathacea* (рис. 2, *5*), *T.* × *andersoniana*, *T. navicularis*, *T. sillamontana* (рис. 1, 2), *T. virginiana* имеются оба типа побегов: интравагинальные в верхней и экстравагинальные в нижней части материнского побега. Так, у *Rhoeo* все вегетативные побеги оказываются экстравагинальными, а генеративные — интравагинальными (рис. 2, *5*). Возобновление побегов этих растений может быть названо смешанным (в понимании этого термина П. А. Смирновым (1958) и Т. И. Серебряковой (1971)).

2. Профилл

Отмечалось, что форма предлиста злаков (Серебрякова, 1971) и осок (Алексеев, 1996) может коррелировать с особенностями возобновления побегов и составом их листовых серий. У коммелиновых морфологические особенности предлиста также связаны с типом возобновления побегов.

По нашим данным, у интравагинальных побегов *Commelinaceae* (как остающихся во влагалище, так и впоследствии прорывающих его и занимающих вневлагалищное положение) предлист имеет выраженные кили (рис. 2, *6*). У *Tradescantia crassula*, *T. fluminensis*, *Callisia elegans* и *C. repens* (рис. 3, *1*, *9*, *5*) предлист имеет опушение на килях (или хотя бы 2 «бородки» волосков, сходящихся к вершине).

Напротив, вневлагалищные побеги изученных видов имеют предлист без выраженных килей (рис. 3, *3*, *10*). Обычно опушение предлиста отсутствует или очень слабое.

У растений с 2 типами побегов форма предлиста изменялась в зависимости от способа их возобновления: интравагинальные побеги имели предлист с выраженными килями, напротив, предлист экстравагинальных побегов был лишен заметных килей (рис. 2, *5*—*7*). Полученные данные о зависимости формы предлиста от положения побега в составе целого растения хорошо согласуются с имеющимися сведениями для других однодольных растений (Blaser, 1944; Алексеев, 1996).

При искусственном изменении типа возобновления и направления роста экстравагинальных побегов *Callisia fragrans* и *Zebrina pendula* форма их предлистьев заметно менялась: на спинной стороне у них появлялись 2 ясно выраженных киля (рис. 2, *1*—*4*). Типичные профиллы этих видов показаны на рис. 3, *3*, *10*.

Форма верхушки первых филломов боковых побегов у изученных растений варьирует. У *Tradescantia fluminensis*, *T. albiflora*, *T. crassula*, *Callisia elegans* имеется достаточно острая верхушка в месте схождения 2 опушенных килей (рис. 3, *1*, *2*, *9*, *11*). У *Callisia repens* верхушка предлиста округлая, хотя и ясно различимая (рис. 3, *5*). Во всех упомянутых случаях апекс профилла лежит строго между боковой и главной осями, как это и должно быть у типичных предлистьев однодольных растений.

У *Callisia fragrans*, *Tradescantia sillamontana*, *T. navicularis*, *Setcreasia pallida* профилл экстравагинальных побегов имеет более-менее ровный край (рис. 3, *3*, *4*, *8*).

Заслуживают упоминания и предлистья с косыми верхушками, у которых один из двух килей развит больше другого, из-за чего профилл выглядит смещенным на одну сторону (но проекции жилок, соответствующих килям, остаются при этом на своих местах). Такое явление мы отмечали у интравагинальных побегов *Tradescantia* × *andersoniana* (рис. 3, *7*), *T. virginiana*, *T. navicularis* и *T. sillamontana* (рис. 3, *8*). В силу этого предлист *Tradescantia* × *andersoniana*, *T. sillamontana* и *T. navicularis* бывает ясно асимметричным относительно медианы кроющего листа бокового побега.

В пазухе профилла у всех изученных видов развивается одна (!) боковая почка. Если на профилле хорошо заметны 2 киля, то единственная пазушная почка всегда

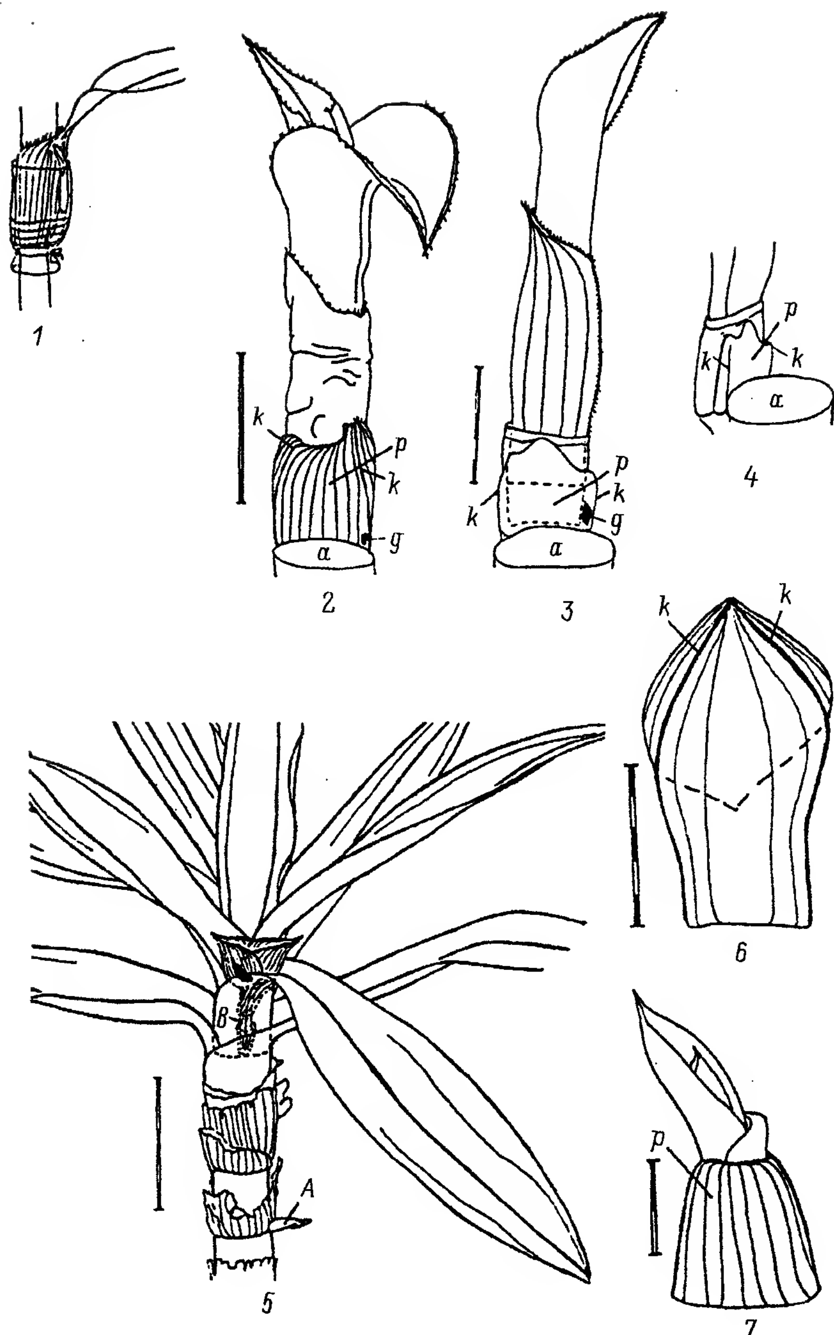


Рис. 2. Форма предлиста у побегов различного направления роста.

a — «материнская» ось, *g* — почка, *k* — киль, *p* — предлист. *1—7* — эксперимент по искусственному изменению направления роста экстравагинальных пазушных побегов: *1* — общий вид побегов *Callisia fragrans* через 3 недели после наложения пластиковой ленты; *2* — побег *Zebrina pendula*, направление роста которого было искусственно изменено с диагетропного на апогеотропное (вид с адаксиальной стороны); *3, 4* — побег *Callisia fragrans*, направление роста которого было искусственно изменено с диагеотропного на апогеотропное (вид с адаксиальной стороны); *5* — развитие экстравагинальных вегетативных (*A*) и интравагинальных репродуктивных (*B*) побегов *Rhoeo spathacea*; *6* — предлист внутривлагалищного репродуктивного побега *Rhoeo spathacea*; *7* — вневлагалищный вегетативный побег *Rhoeo spathacea*. Масштабная линейка: *2, 3, 6* — 5 мм; *5* — 5 см; *7* — 2 мм.

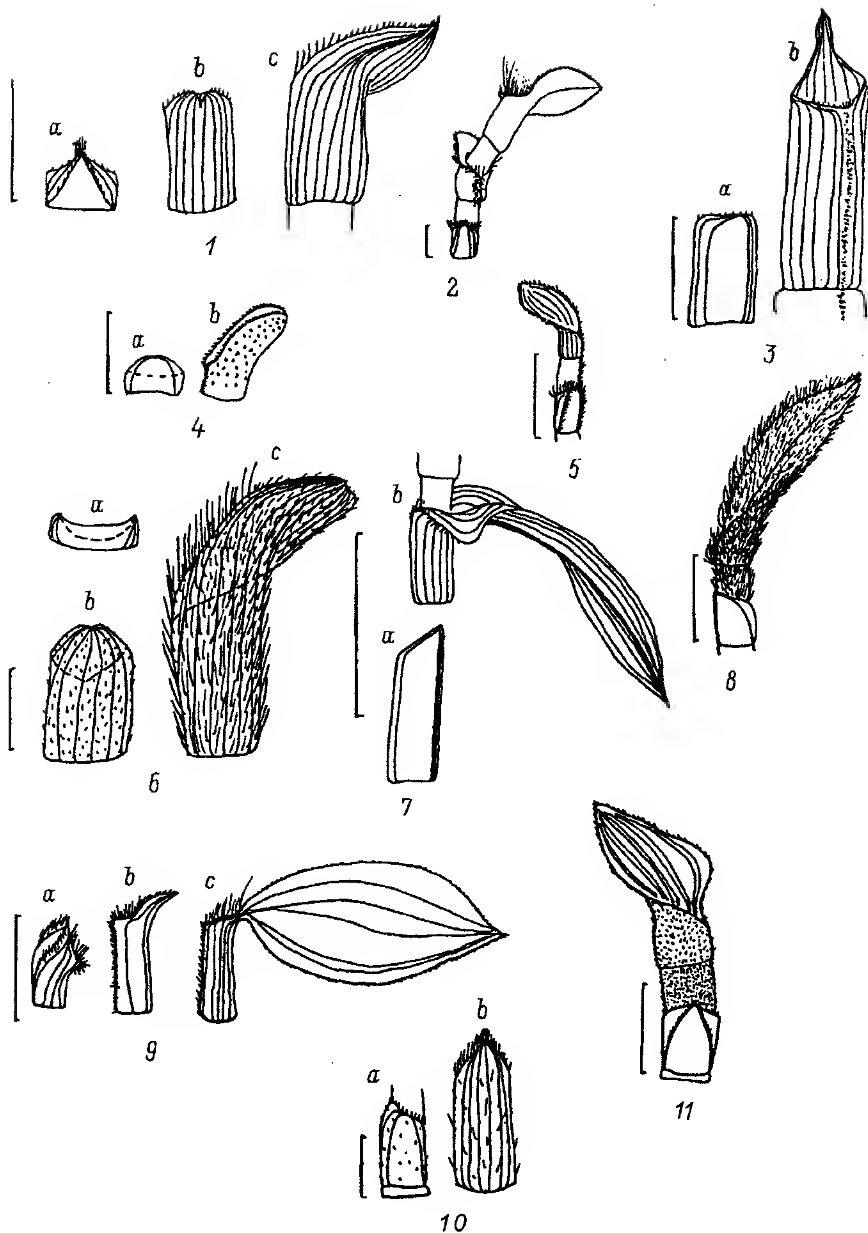


Рис. 3. Листовые серии и побеги некоторых *Commelinaceae*.

Побеги: *1, 2, 5, 7, 8, 9, 11* — интравагинальные; *3, 4, 6, 10* — экстравагинальные. *1* — *Tradescantia crassula*: *a* — предлист с 2 опушенными килями; *b* — 2-й катафилл, центральная жилка не опушена; *c* — переходный лист с уменьшенной листовой пластинкой. *2* — *Tradescantia albiflora* cv. 'Albovittata'. Брюшной шов 2-го катафилла не продолжается на нижлежащее междоузлие. *3* — *Callisia fragrans*: *a* — предлист с гладким краем (с адаксиальной стороны), *b* — 2-й катафилл с острой верхушкой и опушением по брюшному шву. *4* — *Tradescantia navicularis*: *a* — предлист без шипиков и опушения; *b* — лист с шипиками, ресничками, с короткоопушенным брюшным швом. *5* — *Callisia repens*. Предлист с 2 ресничатыми килями, лист с ресничатым брюшным швом. *6* — *Setcreasia pallida*: *a* — неопушенный профилл с гладким краем, пунктиром показан брюшной край листа; *b* — 2-й катафилл, опушенный короткими волосками; *c* — лист с густым длинным опушением. *7* — *Tradescantia × andersoniana*: *a* — предлист с косым краем с адаксиальной стороны, *b* — лист срединной формации. *8* — *Tradescantia sillamontana*. Предлист с косым краем и гипоподий неопушенные, междоузлие и фотосинтезирующий лист густо опушены. *9* — *Tradescantia fluminensis*: *a* — предлист с 2 опушенными килями и ресничками в верхней части брюшного шва; *b* — 2-й катафилл, брюшной шов полностью опушен, *c* — зеленый лист. *10* — *Zebrina pendula*. Первый (*a*) и второй (*b*) филломы боковой оси. *11* — *Callisia elegans*. Предлист, опушенный по 2 килям, гипоподий голый, эпиподий и лист срединной формации — бархатисто опушенные. Масштабная линейка: *1, 3, 7, 8* — 10 мм; *2, 4—6, 9—11* — 5 мм.

закладывается строго напротив одного из них (рис. 2, *2*, *3*). По этому признаку можно различить предлистья с почкой у «правого» и у «левого» киля. В случае двурядного листорасположения все «правые» предлистья расположены по одну сторону от материнской оси, а все «левые» — по другую. У профиллов с косыми верхушками почка располагается у более развитого киля.

Закладки 2 почек симметрично в пазухах обоих килей одного предлиста мы не наблюдали ни у интактных растений, ни после обрезки, стимулирующей образование и рост боковых побегов.

3. Катафиллы боковых побегов

Постоянное число листьев низовой формации (катафиллов) характерно для *Tradescantia navicularis*, *T. crassula* и *Callisia repens*: в основании боковых побегов этих растений расположен единственный катафилл — предлист.

Однако число катафиллов у многих видов уменьшается по мере «приближения» побега к соцветию. Эта закономерность была отмечена еще Серебряковым (1952). Так, у *Tradescantia sillamontana* на боковых побегах развивается от 1 до 9 катафиллов, у *Dichorisandra reginae* — от 3 до 6 (рис. 1, *2*, *3*).

У многих видов листовые серии боковых побегов включают в себя 2 или 1 катафилл. Если катафиллов 2, то один из них — типичный профилл, а второй — следующий за ним чешуевидный лист. Например, у *Tradescantia crassula*, *T. albiflora*, *T. fluminensis*, *Callisia fragrans*, *Setcreasia pallida*, *Cyanotis somaliensis* боковые вегетативные побеги, образованные в пазухах большинства срединных листьев, несут по 2 катафилла. Однако побеги этих растений, образованные в пазухах верхних срединных листьев (т. е. вблизи соцветия), несут по одному катафиллу (профилл!).

В основании боковых побегов *Zebrina pendula* всегда развивается 2 катафилла, тогда как у близкого вида *Z. purpusii* на побегах, образующихся в пазухах срединных листьев перед соцветием, бывает как 2, так и один (!) катафилл.

Если в листовой серии более одного катафилла, то в большинстве случаев катафилл, следующий за предлистом, проявляет гораздо большее сходство с зелеными листьями, чем профилл (рис. 3, *1*, *6*, *7*). Так, у ряда клонов *Tradescantia sillamontana* второй катафилл (в отличие от профилла) густо опушен по всей поверхности. У *T. fluminensis*, *T. crassula*, *T. albiflora* и *Callisia fragrans* второй катафилл имеет брюшную «бородку» из волосков, более или менее продолженную на нижележащее междоузлие (а не 2 опушенные «бородки» на спине, как у предлиста). На втором катафилле верхушка более или менее острая даже в тех случаях, если профилл не имеет острой верхушки (как у *Callisia fragrans* или у *Setcraesia pallida*) и в нее заходит единственная главная жилка.

Однако отличия профилла и следующих за ним катафиллов могут быть слабо выраженными, как у *Dichorisandra reginae* или *Rhoeo spathacea* (вегетативные побеги).

Первые 2 листа боковых побегов *Zebrina pendula* по многим признакам также не отличаются друг от друга. Опушение обоих катафиллов редкое, обнаружить брюшную или килевые «бородки» из волосков не удается. Опушенные брюшные швы, продолжающиеся на междоузлия, начинаются лишь в середине листовой серии (у листьев срединной формации), ни гипоподий, ни следующие за ним 1 или 2 междоузлия не несут «бородки» из волосков. Край первого листа имеет в трансверзальной плоскости сглаженный округлый выступ. Единственная боковая почка закладывается напротив него. Верхушка второго листа округлая и также лежит в трансверзальной плоскости пазушного побега.

По нашим данным, признаком, надежно отличающим первый лист серии от других, является жилкование: в ряде случаев адоссированная часть профилла иннервирована меньше, чем абаксиальная (рис. 3, *2*, *3*, *7*). Жилкование предлиста может быть асимметричным относительно плоскости закладки почки, которая формируется в трансверзальной плоскости побега напротив одной из крупных жилок профилла.

Второй лист в отличие от первого имеет медианно-симметричные жилки. По нашим данным, эти особенности жилкования характерны и для катафиллов *Z. pendula* (рис. 3, *10*).

Соцветие *Zebrina* не имеет принципиальных морфологических отличий от соцветий других представителей *Commelinaceae.* Несмотря на то что цветок *Zebrina* актиноморфный, в строении чашечки наблюдается «специализация» одного из чашелистиков: он несет длинную «бородку» из волосков. Если провести по этому чашелистику ось симметрии, она окажется в том же самом положении, что и у зигоморфных коммелиновых. Относительное расположение органов соцветия у *Zebrina pendula* не отличается от других исследованных нами видов. Образования дихазиев в соцветии *Zebrina pendula* нами не отмечено.

Обсуждение

При решении вопроса о числе предлистьев *Z. pendula* мы анализировали: 1) взаимное расположение органов в основании боковой оси, 2) морфологические особенности низовых листьев боковых побегов, 3) структуру соцветия.

1. Взаимное расположение органов

Мы согласны с описанием положения первых 2 листьев *Zebrina pendula* относительно оси бокового побега, сделанным Скворцовым и Костиной (1994). Вопреки указанию Troll (1954), у этого растения первый лист на боковых побегах не адоссирован, его медиана лежит в трансверзальной плоскости побега.

Вопрос, однако, здесь упирается в то, где же следует проводить медиану предлиста. Если почка в пазухе предлиста лежит между 2 килей, то положение его медианы не вызывает сомнений. Но у коммелиновых, как и у многих других однодольных, почка лежит напротив одного из килей предлиста. Поэтому медиану профилла можно проводить как между его килей, так и по тому килю, напротив которого закладывается почка. Подобная проблема уже обсуждалась на примере *Tradescantia virginiana*, у которой единственная пазушная почка предлиста оказывается напротив одного из его килей (Gravis, 1898). Угол между этой почкой и медианой второго листа серии близок к 180°. Из этого следует, что морфологическая медиана профилла должна быть проведена как раз по одному из его килей, а именно по тому, напротив которого оказывается почка. Таким образом, предлист *T. virginiana* не адоссирован и открывает собой спираль филлотаксиса бокового побега. Этот же принцип был использован A. Arber (1925) для проведения медианы предлиста у ряда однодольных. Мы полагаем, что следует согласиться с таким решением вопроса о положении медианы профилла. Таким образом, у всех исследованных коммелиновых предлист лишь кажется адоссированным, медиана их предлиста смещается в трансверзальную плоскость бокового побега.

2. Особенности строения первого листа боковой оси

На основании интерпретации Скворцова и Костиной (1994) переход от 1 предлиста к 2 должен осуществляться путем расщепления единственного предлиста и активизации точки роста в основании второго киля. Однако мы не отмечали закладки 2 почек в пазухе профилла и не наблюдали тенденции к его расщеплению.

Напротив, можно построить морфологический ряд от отчетливо двукилеватых профиллов (*Tradescantia crassula*, *T. fluminensis*, *Callisia repens*, *C. elegans*) к косым двукилеватым (*Tradescantia sillamontana*, *T.* × *andersoniana*, *T. virginiana*) и далее к предлистьям со слабо выраженными килями или без килей (*Tradescantia navicularis*, *Callisia fragrans*).

Гомология первых листьев боковых побегов систематически близких *Zebrina purpusii* и *Z. pendula* очевидна. Но у побегов *Zebrina purpusii*, которые образованы в

пазухах последних (верхних) срединных листьев, в листовой серии нередко присутствует единственный катафилл. Данный факт также свидетельствует против того, что второй катафилл боковых побегов *Zebrina purpusii* и *Z. pendula* является предлистом.

Как и у ряда других коммелиновых, адоссированная часть первого филлома боковой оси *Zebrina pendula* иннервирована меньше, чем абаксиальная, а второй катафилл имеет радиально симметричные жилки.

У изученных видов форма профиллов коррелирует со способом возобновления побегов: у интравагинальных побегов предлист ясно двукилеватый, на экстравагинальных побегах многих *Commelinaceae* (в том числе и у *Z. pendula*) выраженных килей нет. Искусственное изменение способа возобновления побегов приводит к появлению отчетливых килей на предлистьях тех видов, для которых двукилеватые профиллы не характерны (рис. 2, *1—4*). С нашей точки зрения, эти факты являются подтверждением того, что 2 киля на профилле появляются вследствие деформации его примордия (!) материнской осью. Следовательно, отсутствие килей на первом катафилле боковых побегов *Z. pendula* объясняется именно экстравагинальным характером их возобновления.

3. Структура соцветия

Если у *Zebrina pendula* в отличие от других коммелиновых предлистьев действительно 2, они непременно сохранились бы и в соцветии: появились бы новые точки ветвления, а цветок повернулся на 180°, что было бы видно по измененной проекции чашечки на кроющий лист, по развороту плоскости симметрии и изменению положения «специализированного» чашелистика. Однако у *Zebrina pendula* структура соцветия не изменена по сравнению с другими *Commelinaceae*. Принять точку зрения, что у боковых побегов соцветия этого вида имеется только 1 предлист, а у пазушных вегетативных побегов их 2, едва ли возможно.

Обобщая полученные данные, следует сказать, что у *Zebrina pendula* только первый катафилл бокового побега является предлистом. Мы можем с большой долей вероятности утверждать, что единственный предлист свойствен всем *Commelinaceae*. Его нельзя считать результатом срастания 2 филломов, даже если на нем имеются 2 выраженных киля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е. К морфологии вегетативных органов среднерусских осок. 1 // Биол. науки. 1965. № 2. С. 117—123.

Алексеев Ю. Е. Морфология побегов и систематическое положение *Carex curvula* All. // Вестн. МГУ. Сер. биол. почв. 1974. № 6. С. 49—46.

Алексеев Ю. Е. Осоки. М., 1996. 251 с.

Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.

Коновалова Т. Ю. Определитель видов семейства *Commelinaceae* R. Br. // Оранжерейные растения. М., 1991. С. 83—110.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 357 с.

Скворцов А. К., Костина М. В. О морфологии и гомологиях профиллов // Систематика и эволюция злаков: Материалы Междунар. совещ. Краснодар, 1994. С. 72—77.

Смирнов П. А. Флора Приокско-Террасного государственного заповедника // Тр. Приокско-Террас. гос. заповедника. М., 1958. Вып. 2. С. 1—247.

Arber A. Monocotyledones: A Morphological Study. Cambridge, 1925.

Blaser H. W. Studies in the morphology of the *Cyperaceae*. II. The prophyll // Amer. J. Bot. 1944. Vol. 31. P. 53—64.

Eichler A. W. Blütendiagramme. Leipzig, 1875. 53 S.

Goebel K. Vorblätter // In Organographie der Pflanzen. Jena, 1923. Bd 3. S. 391—1393.

Gravis A. Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Imprimeur de l'Academie Royale des Sciences des lettres et des Beaux-Arts de Belgique // Hayes, Bruxelles, 1898. 304 S.

Ruter E. Über Vorblattbildung bei Monocotylcdonen // Flora. 1918. Bd 110. S. 193—261.
Takhtajan A. Diversity and classification of flowcring plants. New York, 1997. 588 p.
Tomlinson P. B. Monocotyledons — towards an understanding of their morphology and anatomy / Ed. by R. D. Preston // Advances in botanical rcsearch. 1970. Vol. 3. P. 208—290.
Troll W. Praktische Einfuhrung in die Pflanzenmorphologie. Jena, 1954.

Московский государственный университет

Получено 21 V 1999

SUMMARY

The prophyll morphology and the lateral branch growth direction in *Commelinaceae* are corrclated. If thc latcral shoot disturbs the sheath of the subtending leaf by the apex of the prophyll (extravaginal shoot), the prophyll has no distinct kcels. If the shcath is not disturbed or is disturbcd by thc abaxial sidc of the prophyll (intravaginal shoot), thc prophyll always has two-keeled structure. The shapc of the prophyll of the same specimen depends on the position of the lateral branch on the axial system of the whole plant. Thc artificial changc of thc lateral axis growth dircction leads to the dcvclopment of two-kcelcd prophylls (cven in the species with obligatory extravaginal shoots and kcelless prophylls, such as *Callisia fragrans* (Lindl.) Woodson and *Zebrina pendula* Schnizl.). The axil of thc prophyll bcars a single axillary bud in all investigated species. The bud lies opposite to onc of the two keels of the prophyll. In thc *Commelinaceae* the mediane of the prophyll have to be drawn through the axillary bud, but not between the two kecls. In the *Commelinaceae* we failed to obscrve the two-toothed apex of the prophyll, characteristic of other families of monocots. The inflorescencc structure in *Zebrina pendula* has no principal diffcrence from that in the other in species analysed. Our data do not confirm thc hypothesis that *Z. pendula* has two prophyls homologous to a single prophyll of the other membcrs of the family. We postulatc the presence of single prophyll in all *Commelinaceae*, and it cannot be regarded as a product of fusion of two leaves. Thc two-keeled structure gives no sufficient evidence for the two-phyllome theory and is explained as a result of the parent axis pressure.

УДК 581.821 : 582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE*. 7. *ROSOIDEAE* — *POTENTILLEAE*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 7. *ROSOIDEAE—POTENTILLEAE*

Cortex and phloem anatomy is described in aerial shoots, stolons, rhixomes, and perennial branches, in 8 of 13 genera (*Potentilla*, *Chamaerhodos*, *Comarum*, *Pentaphylloides*, *Drymocallis*, *Fragaria*, *Duchesnea*, *Sibbaldia*) of Takhtajan's (1987) tribe *Potentilleae*. The anatomy is rather uniform in all genera investigated, but phellogen arises in the outer phloem in *Pentaphylloides* and in the pericycle in others. The hypodermis structure is a uniqueness of *Potentilla bifurca* of subgenus *Schistophyllidium*. *Pentaphylloides* and, perhaps, *Schistophyllidium* should de considered as the separate genera, while other investigated members of the tribe might be easily congregated into a very diverse genus *Potentilla*.

Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Potentilleae*.

The tribe *Potentilleae* of *Rosoideae* subfamily must be considered one of the most natural taxa among all rosaceous tribes. It had been mostly outlined by the end of the last century (Focko, 1894), though *Geum*, a representative of up-to-date *Dryadeae* (Takhtajan, 1987; Kalkman, 1988) or *Greeae* (Hegi, 1995; Takhtajan, 1997), and *Alchemilla*, *Aphanes* and *Potaninia*, members of modern *Poterieae* (Takhtajan, 1987) or *Alchemilleae* and *Potanineae* (Hegi, 1995; Takhtajan, 1997), were occasionally included into the tribe (Focko, 1894; Bonne, 1928; Schulze-Menz, 1964; Hanelt, 1971). Stability of its bounds and position among rosaceous[1] are in sharp contrast with highly controversial generic composition of the tribe (comp. Takhtajan, 1987; Kalkman, 1988). The resources of characters in traditional use for rosaceous taxonomy are likely to be drained. Therefore, the cortex and phloem anatomy would be applied to testing and improving tribe's taxonomy, but it is still completely neglected by taxonomists due, perhaps, to essentially herbaceous growth habit of the *Potentilleae* members.

The article is intended for bridging the gap and valuating taxonomic bearing of the bark anatomy in *Potentilleae*. We follow A. Takhtajan (1987) here in recognizing 13 constituent genera of the tribe (*Ivesia*, *Purpusia*, *Horkeliella*, *Horkelia*, *Potentilla*, *Comarum*, *Pentaphylloides*, *Duchesnea*, *Fragaria*, *Sibbaldia*, *Drymocallis*, *Chamaerhodos*, *Brachycaulos*). Of those, 8 genera (*Potentilla*, *Comarum*, *Chamaerhodos*, *Pentaphylloides*, *Drymocallis*, *Fragaria*, *Duchesnea*, and *Sibbaldia*) are under the present investigation.

Materials and methods

Whole herbal plants, annual shoots and perennial branches of shrubby plants were gathered for present investigation. *Potentilla anserina* L., *P. argentea* L., *P. goldbachii* Rupr., *P. recta* L., *Comarum palustre* L., *Fragaria moschata* Duch., and *F. vesca* L. were collected in their natural habitats at Biological Station of Lomonosov Moscow State University (MSU) ca. 45 km west to Moscow. *Potentilla alba* L., *Fragaria* × *ananassa*

[1] A. L. Takhtajan (1997) arranged the tribe into the subfamily *Potentilloideae* with a few former rosoid tribes.

Duch., *Duchesnea indica* (Andr.) Focke, *Pentaphylloides davurica* (Nestl.) Ikonn., *P. mandshurica* (Maxim.) Ikonn. were sampled in Botanical Garden of MSU. Dr. A. A. Kozhevnikova kindly provided the material of *Potentilla chinensis* Ser., *P. cryptotaeniae* Maxim., *P. fregarioides* L., *P. freyniana* Bornm., *P. supina* L., and *Fragaria orientalis* Losinsk. picked up in their habitats at Kedrovaya Pad'Reserve (Khasan district, Primorskiy region, Russian Far East). *P. micrantha* Ramond ex DC. was sampled by Dr. S. R. Mayorov from its natural populations in Tuapse (Krasnodar region) vicinities. The material of *Chamaerhodos erecta* (L.) Bunge was obtained from Dr. N. I. Borisova (Yakutsk, Yakutian-Sakha Republic). All samples were fixed with 70 % (v/v) ethanol. We happened to investigate voucher specimens preserved at the Herbarium of MSU (MW) of *Potentilla bifurca* L. (№ 202 «МНР, Центральный аймак, Лун. 15 км на восток от пос. Лун. Оголенные участки в зарослях на засоленной почве. 9 VII 1978, И. Губанов»), *P. tianschanica* Th. Wolf (№ 75 «Западный Тянь-Шань. Ташкентская обл., Бостандыкский р-н. Пскемский хр., верховья ущелья Баркрак-сай. На склонах близ тающего снежника в кулуаре по правому борту ущелья, в 1 км ниже конца ледника, 3200 м. 10 VIII 1959, В. Павлов»), *Sibbaldia adpressa* Bunge [*Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz.] (№ 9539 «МНР, Сухэ-Баторский аймак, 68 км на юго-юго-восток от г. Бурун-Урит по дороге в Дарилангу. На пологом склоне среди степи. Обильно. 6 VII 1985, И. Губанов»), *S. procumbens* L. (№ 1037 «Тува, нагорье Сангилен, хребет Остроконечный. Танну-Ола, междуречье верх. р. Кускуннуг-Хем и р. Шурмак, выс. 2200 м. Выше границы леса, русло ручья, на галечнике. 5 VIII 1979, В. Ханминчун, В. Рожицына, Ю. Полев»), and *S. tetrandra* Bunge [*Dryadanthe tetrandra* (Bunge) Juz.] (№ 244 «Внешняя Монголия, Убсугурский аймак, северо-восток Монгольского Алтая. Хребет Хархира, гора Цаган-Дыгли в верховьях р. Хархира-гол. Морена нивального пояса. 28 VIII 1989, Г. Огуреева»). All the dried samples were softened with ethanol—water—glycerol (1 : 1 : 1) medium at 37 °C for 3—7 days.

Transverse, tangential, and radial sectiones were treated with phloroglucinol-hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine and embedded in glycerol for light microscopy. All the measurements were taken directly from the slides with a calibrated ocular micrometer. Camera lucida drawings were prepares.

Results

Potentilla L.

(*P. alba*, *P. anserina*, *P. argentea*, *P. bifurca*, *P. chinensis*, *P. cryptotaeniae*, *P. fragarioides*, *P. freyniana*, *P. goldbachii*, *P. micrantha*, *P. recta*, *P. supina*)

Nearly undershrub (*P. bifurca*), rhizomatous herbs with erect leafy shoots (*P. argentea*, *P. bifurca*, *P. chinensis*, *P. cryptotaeniae*, *P. freyniana*, *P. goldbachii*, *P. recta*), rosette herbs with herbaceous ascending rhizome and scapes bearing clustered (*P. fragarioides*) or solitary (*P. micrantha*) flowers, rosette herb with herbaceous ascending rhizome, epigeous creeping stolons, and solitary flowers (*P. anserina*), rosette herb with bracteate peduncles and stout woody rhizome creeping nearly epigeously (*P. alba*), and erect or ascending annual (*P. sipuna*).

Though the investigated species considerably vary in their growth habits and designs, the general anatomy of their stems and rhizomes as well as the phloem structure is nearly uniform.

Shoot is conditionally considered here as erect or ascending sprout bearing foliage leaves. Then, rather bracteate flowers' and inflorescences' stalks of some *Potentilla* species were not anatomically studied at all. Specialized flower scapes of *P. anserina* which creep, root at each second node and produce a daughter rosettes are dealt with in the next section.

Epidermis (fig. 1, *A*, *E*) consists of a layer of cells whose external wall thickness varies according to a species. The outer wall is usually a bit thicker than its counterparts.

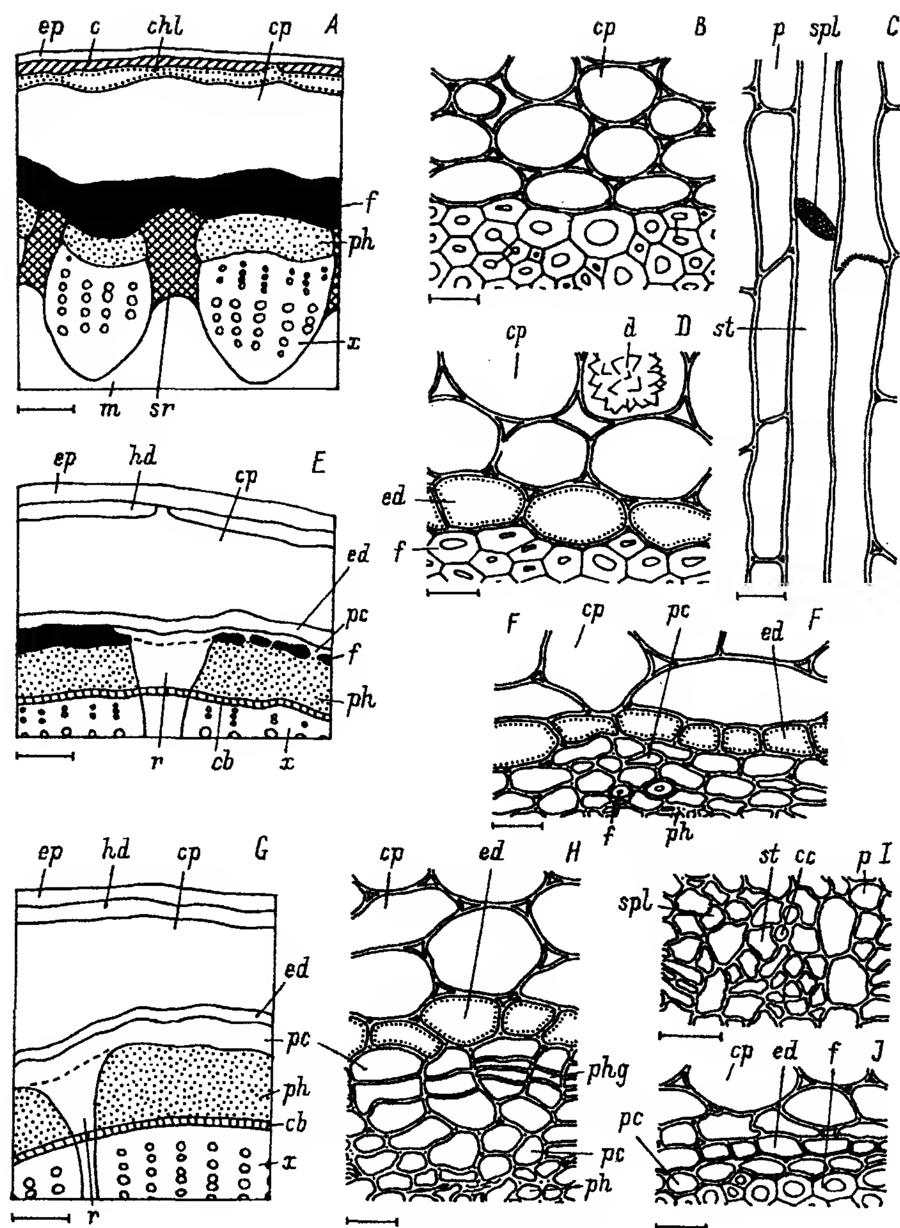


Fig. 1. Stem and rhizome of *Potentilla* species.

A, B, D—J — transverse sections, *C* — radal section. *A* — scheme of distal part of the stem, *B* — junction of the cortex and stele, *C* — phloem, *D* — endodermis, *E* — scheme of the basalmost part of the stem, *F* — junction of the cortex and stele, *G* — young rhizome, *H* — the first phellogen origin in the basalmost part of the stem, *I* — stem phloem, *J* — stem endodermis. *A, B, E—I* — *P. goldbachii; C, J* — *P. supina; D* — *P. recta. c* — collenchyma, *cb* — cambium, *cc* — companion cell; *chl* — chlorenchyma, *cp* — cortical parenchyma, *d* — calcium oxalate druse, *ed* — endodermis, *ep* — epidermis, *f* — protophloem fibres, *hd* — hypodermis, *m* — medulla, *p* — phloem axial parenchyma, *pc* — pericycle, *ph* — phloem, *phg* — phellogen, *r* — ray, *spl* — sieve plate, *sr* — sclerified ray, *st* — sieve tube, *x* — xylem. Bar: *A, E, G* — 0.1 mm; *B—D, F, H—J* — 0.01 mm.

It is, however, much thicker in *P. freyniana* while all the cell walls are evenly thin in *P. chinensis*. The cuticle is thin and non-ornamented in all the species but in *P. bifurca* which has longitudinally striated cuticle. The epidermis more or less dispersedly bears long unicellular trichomes. The trichome wall is usually thickened and lignified, but it is thin and hardly lignified in *P. goldbachii* and thick unlignified in *P. chinensis* and *P. freyniana*. The trichomes are elevated on big multicellular pedestals in *P. bifurca*, *P. chinensis*, and *P. cryptotaeniae*.

Three tissues are characteristically distinguishable in the cortex (fig. 1, *A*, *E*). One- to 2(3)-layered collenchyma of angular or angular-lamellar type mostly adjoins the epidermis. The collenchyma intergrades downward the stem to 1(2)-layered hypodermis (fig. 1, *E*) of small cells with evenly slightly thickened walls and a few chloroplasts. The hypodermis of *P. bifurca* is unique in characteristically thickened lignifying walls (fig. 3, *A*). There is 2—4-layered small-celled chlorenchyma inside the collenchyma in distal part of the stem (fig. 1, *A*) in all but *P. cryptotaeniae* species. The chlorenchyma is unidentifiable in the stem of the latter species and in the basalmost part of the stem in other species (fig. 1, *E*). Inner parenchyma constitutes the bulk of the cortex (fig. 1, *A*, *B*, *D*—*F*, *H*). It differs from the chlorenchyma in larger cells with much fewer chloroplasts and in the idioblasts with browinsh content (*P. argentea*) or calcium oxalate druse (others) (fig. 1, *D*). The cortical parenchyma usually becomes deformed or even obliterated by the end of the growing season.

The homogeneous cortical parenchyma adjoins the stele in the whole stem in *P. freyniana* or its more distal part (fig. 1, *B*) while innermost layer of the cortex develops into the endodermis in stem's basal part in other species. The structure of the endodermis varies according to a species. It differs from the cortical parenchyma only in (much) smaller cells retaining their shape with the stem ageing in *P. argentea* and *P. chinensis*. The endodermis of *P. goldbachii* (fig. 1, *F*) is a starch-storing sheath. The endodermal cells of *P. recta* (fig. 1, *D*) have evenly thin, slightly lignifying walls and store tannic acid. Casparian bands characterize the endodermis in *P. bifurca* and *P. cryptotaeniae*. The endodermis of *P. supina* shows U-shaped lignifications of evenly thin walls of its cells (fig. 1, *J*).

The stem is eustelic; collateral bundles are widely separated with primary rays (fig. 1, *A*, *E*) which is typical of dicotyledonous herbs (Dormer, 1946) in all the species but in *P. bifurca*. In the latter, continuous rings of the phloem and xylem develop. The most of the cambium soon ceases to divide, and the primary rays harden. The periphery of the eustele is mostly occupied with sclerenchymal ring of protophloem fibres' masses interconnected with the hardening parenchyma of the primary rays. The two tissues cannot be properly distinguished, however, in many samples (fig. 1, *A*). The sclerenchymal ring of the stele decreases downward the stem, fragmentizes (fig. 1, *E*, *F*), and completely disappears at last while the cambium duration increases; all the primary rays' parenchyma stays unlignified.

Detached portions of 1—3-layered pericyclic parenchyma interfere into between the cortex and stele's sclerenchyma and/or bundles' phloems (fig. 1, *E*, *F*) in the basal part of stem. The portions gradually merge with each other downward the stem. Thin-walled parenchyma of the pericycle lignifies by the middle of the growing season in *P. chinensis*, *P. cryptotaeniae*, *P. freyniana*, and *P. recta*.

The phloem does not differentiate into conducting and nonconducting zones. It is 50—170 μm in radial width depending on a species under consideration and consists of homogeneous axial parenchyma, sieve tubes and companion cells (fig. 1, *I*). Sieve tube members are 5—10 × 90—100 to 8—11 × 160—180 μm according to a species and associate each with 1 companion cell; sieve plates are simple (fig. 1, *C*), transverse to oblique.

Stolon of *P. anserina* is a sympodial chain of units of 2 internodes (Kusnetzova et al., 1992). Designs of the internodes are very similar and can be easily compared to the design of other potentillas' shoots. They are protected with the ordinal epidermis (fig. 2, *A*) bearing sparse subulate unicellular trichomes. The 1-layered hypodermis of rather evenly

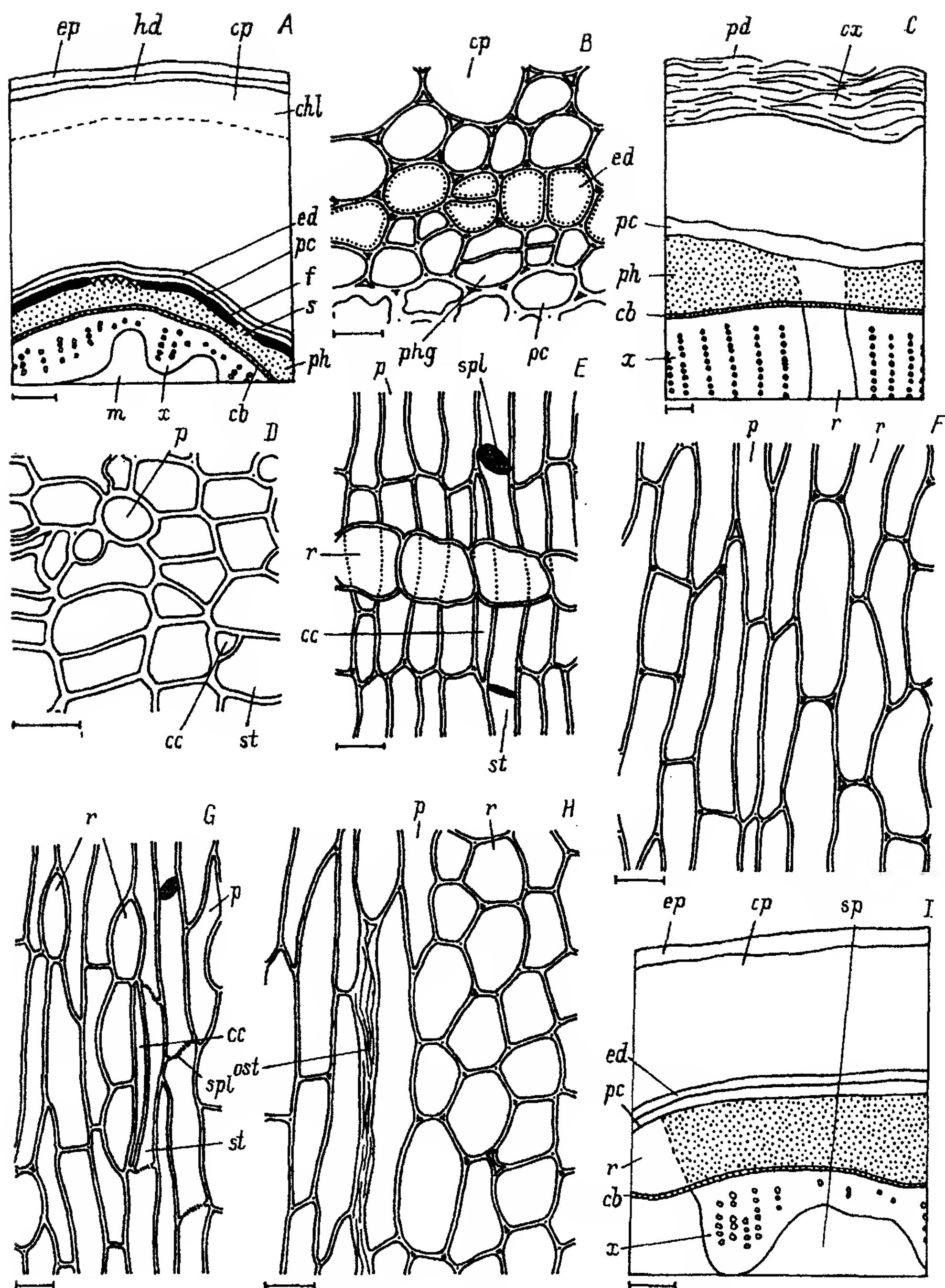


Fig. 2. *Potentilla anserina* (*A*), *P. goldbachii* (*B—F*), *P. alba* (*G—I*).

A — scheme of the stolon, transverse section; *B* — the first phellogen origin in the young rhizome, transverse section; *C* — scheme of the mature rhizome, transverse section; *D* — rhizome's phloem, transverse section; *E* — rhizome's phloem, radial section; *F* — rhizome's phloem, tangential section, multiseriate ray; *G*, *H* — rhizome's phloem, uniseriate (*G*) and multiseriate (*H*) rays, tangential section; *I* — scheme of the rhizome, transverse section. *cx* — obliterated cortex, *ost* — obliterated sieve tube(s), *pd* — periderm, *s* — sclereids, *sp* — storage parenchyma. Other signs see fig. 1. Bar: *A*, *C*, *I* — 0.1 mm; *B*, *D—H* — 0.01 mm.

thick-walled cells is inside the epidermis. Three- to 4-layered chlorenchyma of small cells with numerous chloroplasts adjoins the hypodermis. The inner bulk of the cortex consists of larger parenchymal cells nearly free of chloroplasts. Small scattered rexigeneous cavities are visible here and there in the bulky parenchyma. The innermost layer of the cortex is a starch-storing endodermis.

Peripheral stele's parenchyma constitutes the 3- to 4-layered pericycle (fig. 2, *A*) which slightly lignifies in the lower internodes. There is a sclerenchymal ring of alternating protophloem fibres' masses and hardened primary ray parenchyma. The stolon is originally eustelic, but cambial activity soon results in juxtapositional rings of the secondary phloem and xylem (fig. 2, *A*). The former is 45—60 μm wide and contains only soft elements: homogeneous axial parenchyma and sieve tubes with one companion cell per each of their members. The sieve tube members are 7—9 × 90—11 μm; sieve plates are simple, transverse to oblique.

Rhizome. Annual part of rhizome is nearly glabrous (*P. erecta*) or pubescent with unicellular subulate trichomes with thick walls. They either lignify in time or stay cellulosic (*P. goldbachii*). The epidermal cells have slightly thickened external walls covered with very thin cuticle. Homogeneous parenchyma is the only constituent of the cortex in *P. recta* and *P. anserina*. Rexigeneous cavities are scattered in the cortex of the latter species. In other species, the parenchyma is the bulky component of the cortex which the innermost cell layer is the endodermis of brownish or transparent (*P. bifurca*, *P. micrantha*) cells. It bears typical Casparian bands in *P. bifurca*. Besides, the outermost cortex of *P. goldbachii* (fig. 1, *G*) and *P. alba* could be recognized as 1-layered hypodermis though it indistinctively differs from the cortical parenchyma in the latter. The cortical parenchyma contains some starch in *P. goldbachii* and numerous idioblasts with the calcium oxalate druse in *P. fragarioides*.

The inner cortex of *P. micrantha* is worth being paid special attention to for its very distinctive design. There is a layer of starch-rich cells that looks like as if it were a typical starch-bearing sheath (=endodermis). Just inside the layer, another layer is situated which cells bear characteristic Casparian bands on their anticlinal walls.

Every rhizome has a contiguous pericycle (fig. 1, *G*) of (1)2 to 3(4) layers of parenchymal cells which never lignify. The outer pericyclic cells subsequently give rise to the phellogen (fig. 1, *H*). It produces a thin periderm of 1-layered starch-storing phelloderm and few-layered homogeneous phellem by the end of the growing season in all investigated species with herbaceous rhizomes. The cortex dies off and gradually disturbs soon after the phellogen has arisen (fig. 2, *C*) while the pericyclic parenchyma develops unevenly thickened walls and stores starch.

Surprisingly enough, the woody rhizome of *P. alba* retains its cortex for about 3 years (fig. 2, *I*) as the origin of the phellogen delays for that period. Only inner pericycle develops unevenly thickened cell walls in the species. The outermost pericycle remains thin-walled, perhaps, because it is allocated for producing the phellogen (fig. 2, *B*). However, tangential cell divisions are rarely seen in the endodermis as well (fig. 2, *B*). Therefore, the endodermis might contribute to generating the phellogen in rhizome of *P. alba*.

Large-scaled or ring rhytidome protects the rhizome in *P. bifurca*. The scale tissue consists of starch-storing phloemic parenchyma which some parts lose starch and lignify. The innermost phellem contains starch.

The stele structure hardly changes with the rhizome ageing (comp: fig. 1, *G* and 2, *C*) in all the species except for *P. bifurca*. The phloem and xylem are juxtaposed with each other as if irregular wide bandles separated with more or less wide primary rays had developed in the stele. There are complete rings of both the phloem and xylem in *P. bifurca*.

The phloem is 140—180 to 300—400 μm wide according to a species (only 30—60 μm in *P. bifurca*) and only consists of soft elements. The conducting phloem is about 30—40 μm in width and hardly distinguishable from the nonconducting one, though the latter contains masses of obliterated and compressed sieve tubes (fig. 2, *H*). The

phloem's elements are clearly situated in radial files (fig. 2, *D*). The parenchymal cells greatly outnumber the sieve tubes with their companion cells. Very many parenchyma strands store starch though strands of cells containing calcium oxalate druse occur (*P. alba*) and solitary cells with a druse (*P. fragarioides*) or dispersed crystals (*P. argentea*) interpose in between the starch-storing cells of a strand. The axial parenchyma is thick-walled in *P. argentea*.

The sieve tubes are clustered and hardly recognizable in transverse sections. The sieve tube members are 8—10 × 80—100 to 11—17 × 145—150 μm depending on a species (5—6 × 60—65 μm in *P. bifurca*). They associate with 1(2) companion cell(s) per member (fig. 2, *E, G*). The sieve plates are mostly simple, transverse to oblique (fig. 2, *E, G*), but compound ones of 2(3) sieve areas do occasionally occur in *P. alba*.

The multiseriate (primary) rays are clearly visible (fig. 2, *C, I*) in all species but *P. bifurca*, though they cannot be undoubtfully contoured in herbaceous rhizomes due to the extreme parenchymatization of the phloem (fig. 2, *F*). They are up to 0.6 mm wide and more than 3 mm high. In woody rhizome of *P. alba* the outlines of the multiseriate rays are much more prominent in tangential sections (fig. 2, *H*) where they are maximum 1.8 mm in width and > 3.5 mm in height. The rays are homogeneous, mostly starch-storing. There are numerous cells with a calcium oxalate druse in the rays in *P. alba*.

Only uniseriate homogeneous rays 1—6-celled in height were revealed in *P. bifurca*.

The uniseriate rays are recognizable only in tangential and radial sections of rhizomes in *P. alba*, *P. chinensis*, *P. cryptotaeniae*, *P. freyniana*, and *P. goldbachii* (fig. 2, *E, G*). They are homogeneous, 1-celled (*P. chinensis*, *P. freyniana*) or 1—3-celled in height (*P. alba*, *P. cryptotaeniae*, *P. goldbachii*).

Drymocallis: Potentilla tianschanica[2]

Rosetten perennial with bracteate flower stocks.

Rhizome is protected with glabrous epidermis with thick external cell walls. The homogeneous 4- to 5-layered parenchyma bulks the cortex. The innermost cortical layer is a tannin-bearing endodermis surrounding the 1(2)-layered parenchymal pericycle. It is the pericycle that generates the phellogen. The latter produces 1-layered phelloderm and rather thick phellem of thin-walled cells. Irregular masses of yellow-brownish cells are scattered through the phellem. The 3 to 4 inner layers of the phellem store starch. The periderm causes the cortex to die and abscise (fig. 3, *C*). The ringlike splitting of the phellem occurs with rhizome ageing which results in successive sloughing off the outer parts of the phellem.

Juxtapositional rings of the phloem and xylem are in the stele. No hard phloem develops in the rhizome (fig. 3, *C*). The phloem is 70—80 μm thick, all conducting. The homogeneous axial parenchyma outnumbers the clustered sieve tubes (fig. 3, *E*). The sieve tube members are 5—7 × 55—60 μm, associated each with 1 companion cell (fig. 3, *B, D—E*); the sieve plates are simple, mostly transverse (fig. 3, *B, D—E*).

The rays are hardly visible in transverse sections (fig. 3, *E*). The uniseriate ones (fig. 3, *D, E*) are 2—8 cells high; the multiseriate rays are 3—5 cells in width and 650 μm to more than 1.5 mm in height. All the rays are homogeneous (fig. 3, *B*).

Comarum palustre

Creeping undershrub which bases of annual shoots add to the perennial system of plant's axes while the distal parts of the shoots and all their branches abscise in the winter.

---

[2] *P. tianschanica* is a member of *Potentilla*'s subgenus *Closterostyles*. If a genus, the latter must be called *Drymocallis* (Juzepczuk, 1941), but only American representatives of the taxon are likely to be nomenclaturally legalized as *Drymocallis* species. The nomenclatural combinations of their Old World counterparts that we need seem to have been never published. We should rather avoid to arrange necessary combination as our results contradict to considering generic status of *Drymocallis*. Then, we have to confine ourselves with such a bit strange name of the object of research.

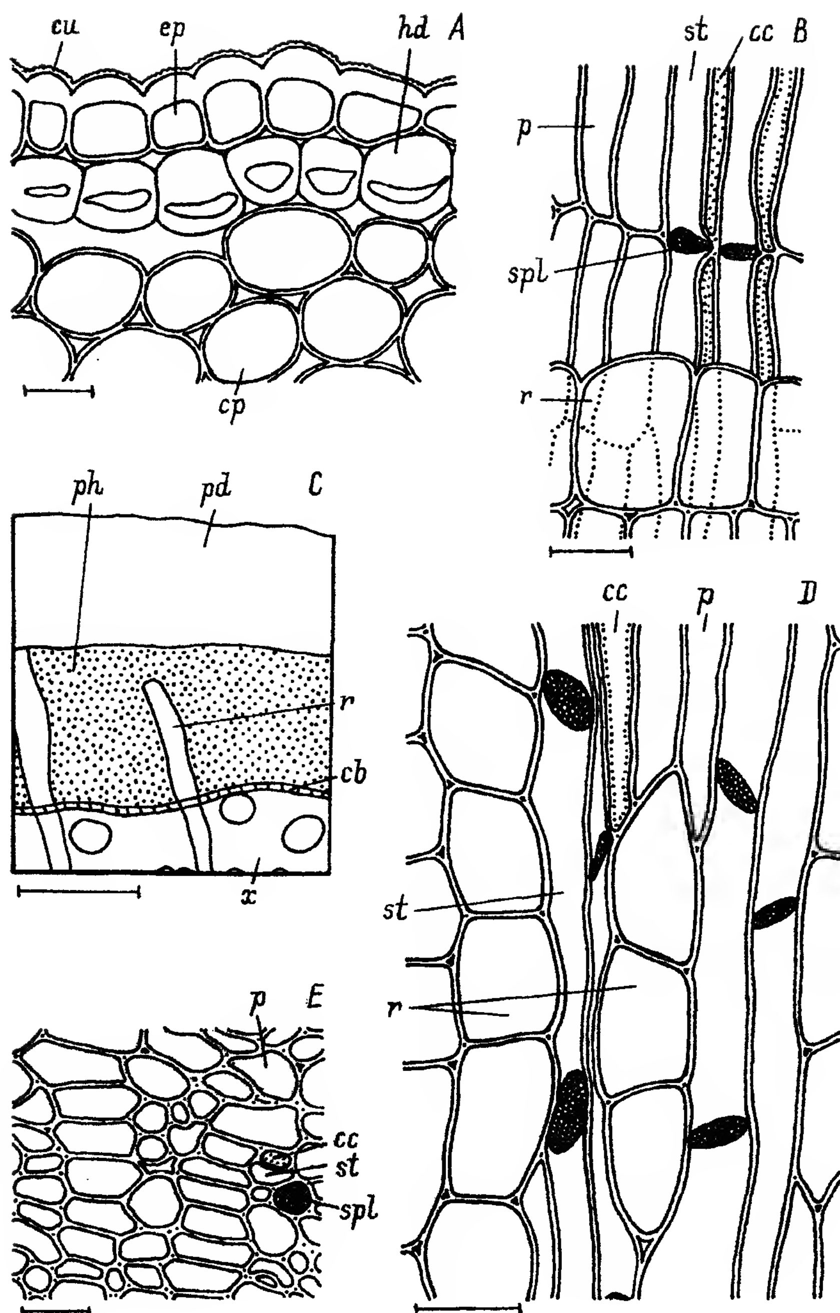


Fig. 3. Cortex and perennial rhizome structure of *Potentilla bifurca* (*A*) and *P.* (*Drymocallis*) *tianschanica* (*B—E*).

A — outer cortex of aerial shoot, transverse section; *B* — phloem, radial section; *C* — scheme of rhizome, transverse section; ***D*** — phloem, tangential section; *E* — phloem, transverse section. *cu* — cuticle. Other signs see figs. 1, 2. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B*, *D*, *E* — 0.01 mm.

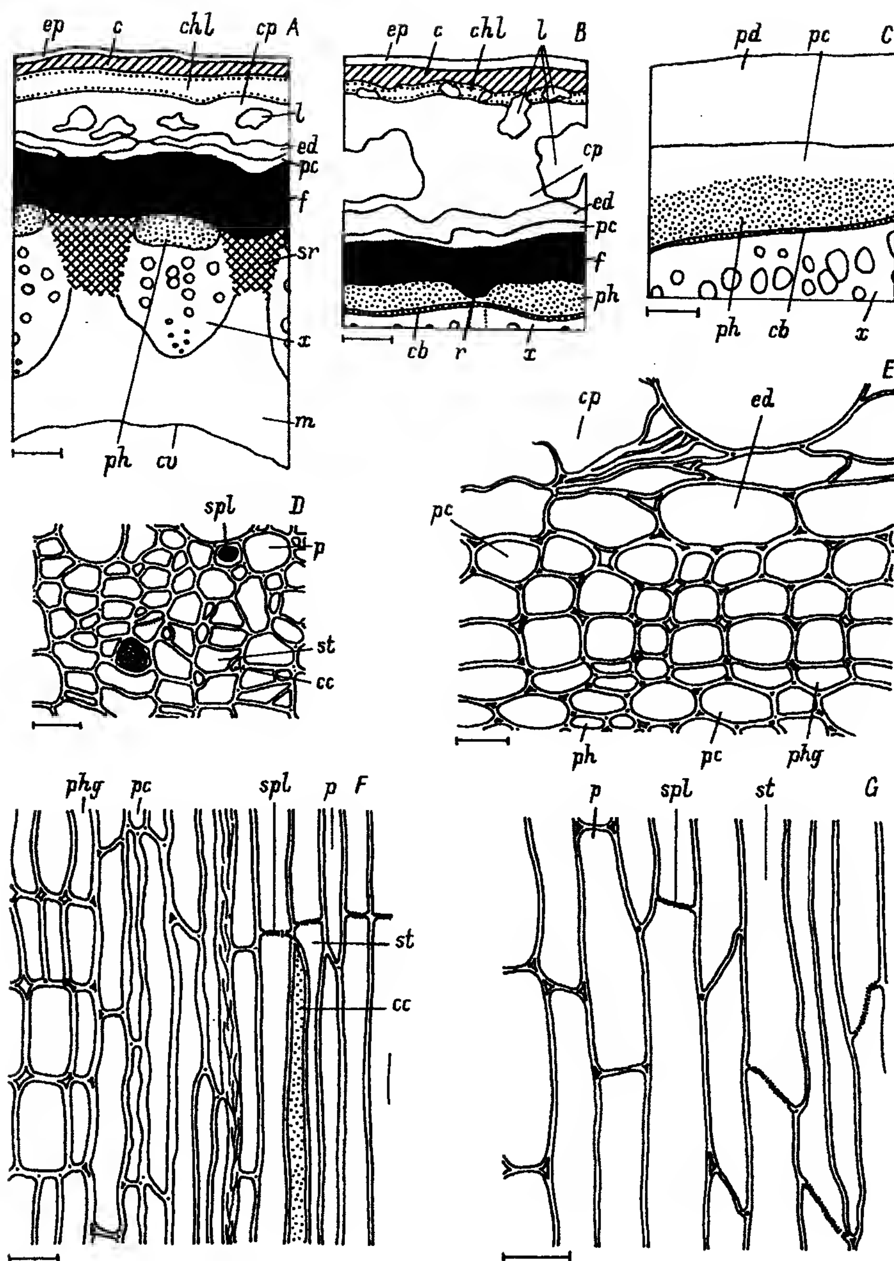


Fig. 4. Stem and phloem of *Comarum palustre*.

A — distal part of the annual stem, transverse section; *B* — basal part of the annual stem, transverse section; *C* — 3-year old stem, tangential section; *D* — phloem, transverse section; *E* — the first phellogen origin, transverse section; *F* — phloem, radial section; *G* — phloem, tangential section. *cv* — medullar cavity, *l* — lacuna. Other signs see figs. 1, 2. Bar: *A—C* — 0.1 mm; *D—G* — 0.01 mm.

Annual stem. The anatomy of the stem slightly changes in accordance to the part of the annual shoot (compare fig. 4, *A*, *B*).

The stem is pubescent with uniseriate unlignifying trichomes. Thin cuticle covers the ordinary epidermis which cells have thickened external walls. Four tissues constitute the cortex. One- to 2-layered subepidermal collenchyma is lamellar-angular or lamellar. Two-

to 3-layered chlorenchyma adjoins the collenchyma and contains small schizogeneous lacunas (fig. 4, *B*). The bulk of the cortex is a cortical parenchyma with numerous rexigeneous cavities which are much larger in the base of the stem (fig. 4, *B*) than in its distal part (fig. 4, *A*). The innermost component of the cortex is an endodermis, fragmented and storing starch in the stem's distal part (fig. 4, *A*) and continuous brownish free of starch in stem's base (fig. 4, *B*, *E*).

The 1(2)-layered disconnected pericycle of thin-walled lignifying cells in the stem's distal part (fig. 4, *A*) changes downwards to the continuous few-layered zone of proliferating parenchymal cells (fig. 4, *B*, *E*). The subexternal layer of the pericyclic parenchyma generates the phellogen (fig. 4, *E*). There is a complete sclerenchymal ring of alternating protophloem fibres' masses and hardened ray parenchyma inside the pericycle. The ring decreases downwards (fig. 4, *A*, *B*) and disappears in the basalmost part of the stem which adds to the perennial system of plant's axes.

The distal part of the stem retains its original eustelic structure (fig. 4, *A*) due to intermittent cambial activity. Much more prominent functioning of the cambium in stem's base produces the juxtaposed rings of the secondary phloem and xylem intersected with primary multiseriate rays (fig. 4, *B*) and secondary uniseriate ones.

Thickness of the soft phloem increases from 18—23 to 30—40 μm downward the stem. All phloem is conducting. The sieve tubes vary from ca. 2 to 4—5 μm in width; each their member is accompanied with 1 companion cell. The sieve plates are always simple, transverse to oblique.

Perennial stem sometimes bears cortex remnants and intact endodermis for about 3 years. Anyway, the periderm with 8- to 9-layered phellem protects the stem (fig. 4, *C*). Some its layers are brownish and some are transparent, but all of them store starch. The parenchymal pericycle (fig. 4, *C*) grows up to 4 to 5 cell layers and stores starch, too. Its cells develop unevenly thickened unlignifying walls (fig. 4, *F*).

There is only soft phloem (fig. 4, *C*), approximately 30 μm wide, in the perennial stems. The external phloem contains compressed sieve tubes (fig. 4, *F*) and could thereof be regarded as the nonconducting phloem contrarily to the conducting inner one though the boundary between the two cannot be recognized with confidence. The sieve tube members are 5—7 × 80—90 μm, conjoint each with 1 companion cell (fig. 4, *D*, *F*). The sieve plates are invariably simple, transverse to very oblique (fig. 4, *F*, *G*). The axial parenchyma is homogeneous, thin-walled, and starch-storing.

The rays are homogeneous and uncertainly discernible in transverse sections. The multiseriate primary rays are 0.2—0.5 mm wide and more than 3 mm high and mostly consist of procumbent parenchymal cells. The uniseriate secondary rays are (1)2- to 3(4)-celled in height.

Chamaerhodos erecta

Rhizomatous herb with upright aerial leafy shoots.

Shoot is pubescent with rather dense, long, subulate, thick-walled trichomes (fig. 5, *A*) and sparser stalked glands. The latters consist of uniseriate two-celled stalk and top unicellular gland (fig. 5, *A*). The outer epidermal cell walls are the thickest and covered with smooth moderate cuticle. The angular collenchyma of 1 to 2 cell layers adjoins the epidermis. 1- to 2-layered chlorenchyma is situated just inside the collenchyma. The interior parenchyma of more loosely packed larger cells with few chloroplasts bulks the cortex (fig. 5, *A*). The 1-layered starch-bearing endodermis is highly discontinuous.

Lignifying thin-walled parenchyma composes the fragmented pericycle (fig. 5, *A*). Its lignification decreases downward the shoot while its fragments gradually merge with each other. There is the nonlignifying pericycle that mostly gives rise to the phellogen in the basalmost part of the shoot though the endodermis does contribute to producing the phellogen in between the pericycle's fragments (fig. 5, *C*).

Nearly complete ring 5 to 6 protophloem fibres in width is situated interior the pericycle (fig. 5, *A*); the ring decreases basipetally.

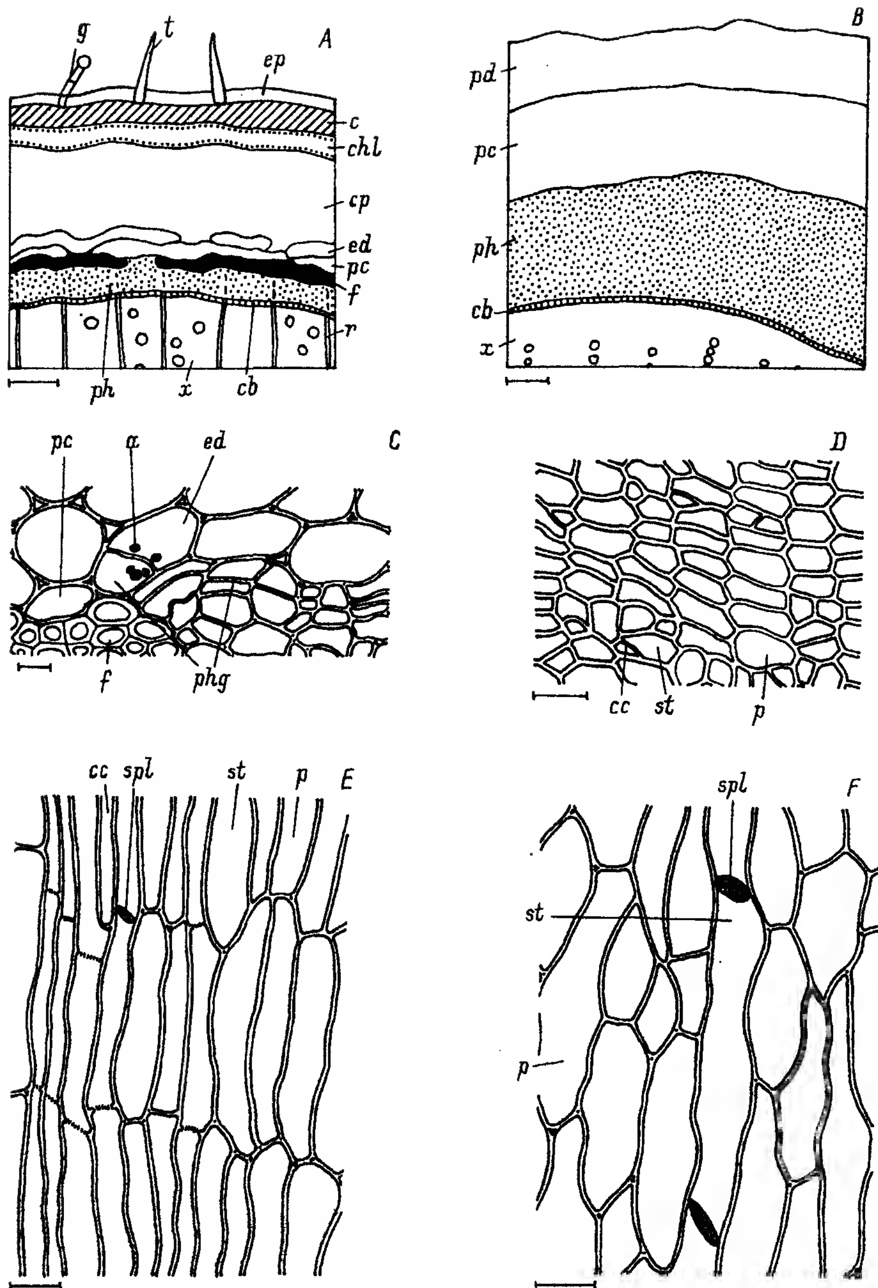


Fig. 5. *Chamaerhodos erecta.*

A — scheme of the stem, transverse section; *B* — scheme of the rhizome, transverse section; *C* — the first phellogen origin in the basalmost part of stem, transverse section; *D* — rhizome's phloem, transverse section; *E* — rhizome's phloem, radial section; *F* — rhizome's phloem, tangential section. *a* — amiloplast, *g* — gland, *t* — trichome. Other signs see figs. 1, 2. Bar: *A*, *B* — 0.1 mm; *C*—*F* — 0.01 mm.

The original eustele soon changes into the phloem and xylem rings in juxtaposition (fig. 5, *A*) due to cambial secondary thickening through the shoot except for its topmost part. The phloem varies from 20 to 25 μm in width. The sieve tube members are 4—5 × 110—140 μm and combine each with single compation cell; the sieve plates are simple, transverse or oblique. The axial parenchyma is homogeneous. Multiseriate primary rays and uniseriate secondary ones are hardly distinguishable in the phloem (fig. 5, *A*).

Rhizome. Very young rhizome bears subulate trichomes and ordinary epidermis. The bulky cortex consists of homogeneous parenchyma excepting its innermost layer which is the starch-storing endodermis. The latter participates in producing the phellogen but just the parenchymal pericycle mostly gives rise to the phellogen. The phellogen generates multilayered phellem of uniform thin-walled cells and 1-layered phelloderm. All cortex is doomed to dying and sloughing off after the periderm has developed.

Mature rhizome (fig. 5, *B*) is protected with the periderm inside of which there is proliferating parenchymal pericycle. The border between it and interior phloem is much less distinctive than that in the shoot because the protophloem fibres never form in the rhizome.

4—6 large bundles or more precisely irregular masses of phloem and xylem in juxtaposition constitute the vasculature of the rhizome.

The phloem is 60—70 μm wide and characteristic of prominent radial files of its constituents (fig. 5, *D*). It consists only of soft elements. Compressed sieve tubes are in the outer phloem but nonconducting phloem is indistinguishable from the conducting one. The sieve tube members are 6—8 × 50—70 μm and usually associated each with 2 companion cells; the sieve plates are simple (fig. 5, *E*, *F*). The axial parenchyma is homogeneous and hardly distinguishable from the primary ray parenchyma. That is why only the uniseriate rays 1—3 cells high could be contoured with confidence in tangential sections. Those are secondary rays. The multiseriate primary rays are in between the vasculature masses and up to 0.3 mm wide and > 2.2 mm high. The rays must be homogeneous.

Fragaris L.
(*F.* × *ananassa*, *F. moschata*, *F. orientalis*, *F. vesca*)

Rosetten herbs with herbaceous ascending rhizome, scapes bearing clustered flowers, and epigeous stolons.

Scape's stalk (fig. 6, *A*) is pubescent with long unicellular lignifying trichomes situated solitary on more or less prominent pedestals. The epidermis has typically thicker external walls of its cells. Subepidermal 2(3)- (*F.* × *ananassa*) or 1-layered (other three) collenchyma is angular or angular-lamellar and discontinuous under the stomata. There is 3- to 4-layered chlorenchyma with large tangential intercellular spaces just inside the collenchyma. 6—8 indistinctive layers of cortical parenchyma adjoin the chlorenchyma. Idioblasts containing a calcium oxalate druse are scattered through the cortical parenchyma. The innermost cortex is a 1-layered endodermis (discontinuous in *F. vesca*), which cells have lignified radial and internal walls (all species) or sometimes bear only Casparian bands in radial walls.

The stalk is typically eustelic all its life (fig. 6, *A*). Each vascular bundle is armed with «cap» 5—7 protophloem fibres thick. Quite distinct primary rays harden in between the phloems of the vascular bundles. The phloem is 80—90 μm thick (up to 100 μm in *F.* × *ananassa*). The sieve tube members are 4—7 μm wide; the sieve plates are simple; the axial parenchyma is uniform. The secondary rays are unlikely to develop in the scape's stalk.

Stolon. Ordinary epidermis sparsely bears long unicellular trichomes with lignifying walls. The trichomes are raised on pedestals in *F.* × *ananassa*. Besides the trichomes, the uniseriate nonlignifying hairs develop on the stolons of *F. vesca*. 1(2)-layered lamellar collenchyma is inside the epidermis in *F. moschata*, *F. orientalis*, *F. vesca* (fig. 6, *B*); in *F.* × *ananassa*, the subepidermal collenchyma is 1- to 2(3)-layered lamellar in mesopodium and 4—6-layered in hypopodium where it changes inwards from lamellar to loose.

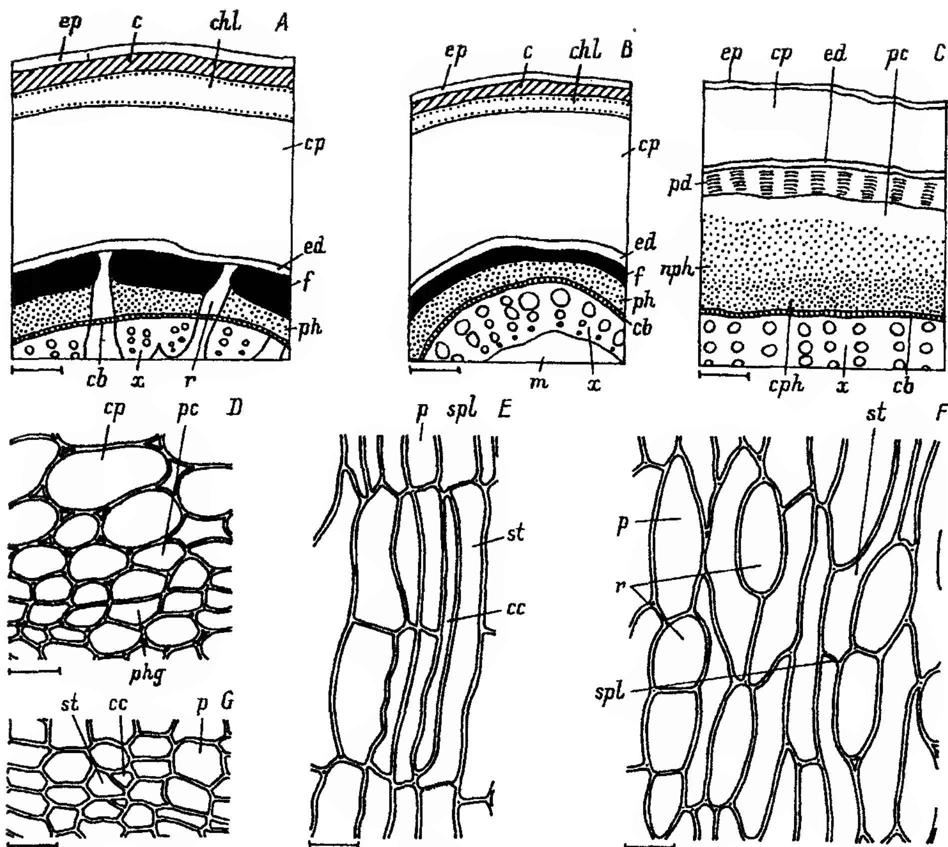


Fig. 6. *Fragaria vesca.*

A — flower stalk, transverse section; *B* — stolon, transverse section; *C* — rhizome, transverse section; *D* — the first phellogen origin in the rhizome, transverse section; *E* — rhizome's phloem, radial section; *F* — rhizome's phloem, tangential section; *G* — rhizome's phloem, transverse section. *cph* — conducting phloem, *nph* — nonconducting phloem. Other signs see figs. 1, 2. Bar: *A—C* — 0.1 mm; *D—G* — 0.01 mm.

1- to 3-layered chlorenchyma of rather small cells and little tangential lacunas adjoins the collenchyma (fig. 6, *B*) in all species but in hypopodium of *F.* × *ananassa*. The interior parenchyma bulks the cortex (fig. 6, *B*); it contacts with the collenchyma in *F.* × *ananassa*'s hypopodium. Typical endodermis with Casparian bands is visible in *F. moschata*, *F. orientalis*, and *F. vesca* (fig. 6, *B*), but starch-storing sheath develops in *F.* × *ananassa*.

There are complete rings of phloem and xylem in the stolon's stele due mostly to very narrow primary rays and partly to cambial activity which is more prominent than that in the scape's stalk. The stele is externally bordered with the sclerenchymal ring 3—5 cells thick in all samples (fig. 6, *B*) but hypopodia of *F.* × *ananassa* where fragmented 1- to 2(3)-layered parenchymal pericycle arises. The sclerenchyma consists of hardened protophloem fibres, thin-walled in *F. moschata*, *F. orientalis*, *F. vesca* and thick-walled in *F.* × *ananassa*.

The phloem is soft (fig. 6, *B*), 35—90 μm wide according to a species. All phloem is conducting. The sieve tubes are 5—7 μm in diameter; the axial parenchyma is uniform. Neither multiseriate rays nor uniseriate ones could be visible.

Rhizome is protected with nearly glabrous epidermis (fig. 6, *C*). The homogeneous parenchyma is a bulk of the cortex where idioblasts with a calcium oxalate druse are scattered. The border between the cortex and inner pericycle is originally indistinctive

(fig. 6, *D*) but the endodermis of smaller cells retaining their shapes after dying off the cortex develops soon after the phellogen has appeared. The latter is generated by the first or second outermost pericycle's layer (fig. 6, *D*). It produces starch-storing phellem of alternating layers of transparent and yellow-brownish cells. The periderm causes the cortex to die but it does not slough off long after developing the periderm (fig. 6, *C*).

The parenchymal pericycle is few-layered from very beginning and slightly proliferates with rhizome ageing. It stores starch.

Large distant bundles constitute the vasculature. No hard phloem develops in the rhizome (fig. 6, *C*). Th phloem is 20—120 µm thick according to a species, the thickest in *F.* × *ananassa.* It more or less clearly differentiates into inner conducting phloem and outer wider nonconducting one (fig. 6, *C*). The starch-bearing axial parenchyma greatly outnumbers the clustered sieve tubes (fig. 6, *G*). The sieve tube members are 7—10 × 70—80 µm, associated each with 1 companion cell (fig. 6, *E*); the sieve plates are simple, mostly transverse (fig. 6, *E, F*). The sieve tubes obliterate and compress in nonconducting phloem.

The huge multiseriate primary rays are 0.1—0.8 × 1.0—1.5 mm and consist of starch-storing parenchyma. The uniseriate secondary rays 1—3 cells high are visible in tangential sections (fig. 6, *F*). All the rays are most likely to be homogeneous.

Duchesnea indica

Rhizomatous rosetten herb with creeping stolons and solitary flowers. The rhizomes are rather ephemeral, bi- to three-ennial.

Stolon. The ordinary epidermis bears long unicellular trichomes. Subepidermal cells differentiate into 1-layered hypodermis (fig. 7, *A*) of tightly packed cells with evenly thickened walls, which discontinues under the stomata. 1- to 2-layered chlorenchyma underlies the hypodermis. Its cells are packed more loosely than the hypodermal ones. The inner larger cells compose the indistinctively 4- to 5-layered parenchyma of the cortex (fig. 7, *A*). They contain chloroplasts as well, but the latters are certainly smaller than the chloroplasts in chlorenchyma cells. 1- to 2-layered interior cells have big amiloplasts. A layer of gentle cells which radial and internal walls lignify neighbours the amiloplast-bearing cells on the inside.

Continuous 2—6-layered ring of hardened cells borders externally the stele (fig. 7, *A*). It must consist of protophloem fibres' and ray sclerenchyma's masses though the two cannot be distinguished with confidence.

The cambial activity is drastically intermittent, thereof the distant bundles retain in mature stolon (fig. 7, *A*). The primary ray parenchyma lignifies; the secondary rays do not develop. The phloem is about 50 µm wide and consists mostly of the axial parenchyma. The sieve tubes are rather rare, 7 to 8 µm in diam.; the sieve plates are simple.

Rhizome. The epidermis protecting the rhizome (fig. 7, *B*) is very similar with its stolon's counterpart. There is neither the hypodermis nor the chlorenchyma in the cortex though the homogeneous cortical parenchyma does contain small numerous plastids. Very many idioblasts with a calcium oxalate druse are scattered, predominantly in the inner cortex. The same idioblasts are among the starch-bearing cells which constitute fragmented interior cell layer.

2 or 3 layers of thin-walled cells are situated just inside the starch-bearing cells. The interior layer or, respectively, the middle one generates the phellogen while the exterior layer is characteristic of its tightly packed cells (fig. 7, *F*). The latters develop hardly lignifying Casparian bands in the oldest available rhizomes. The phellogen is discontinuous even in the oldest rhizomes under investigation and produces very thin periderm (fig. 7, *B*). More centripetally, there is 2—4-layered parenchymal pericycle (fig. 7, *B*) which cells resemble the collenchyma cells in having unevenly thickened walls (fig. 7, *F*).

The are few large irregular bundles in the rhizome's stele. The phloem is ca. 0.40 mm wide of which ~ 0.15 mm zone could be considered the conducting phloem because of unthickened walls of its constituents. Nevertheless, the border between the conducting phloem and nonconducting one is obscure. The phloem cells are in indistinct radial files

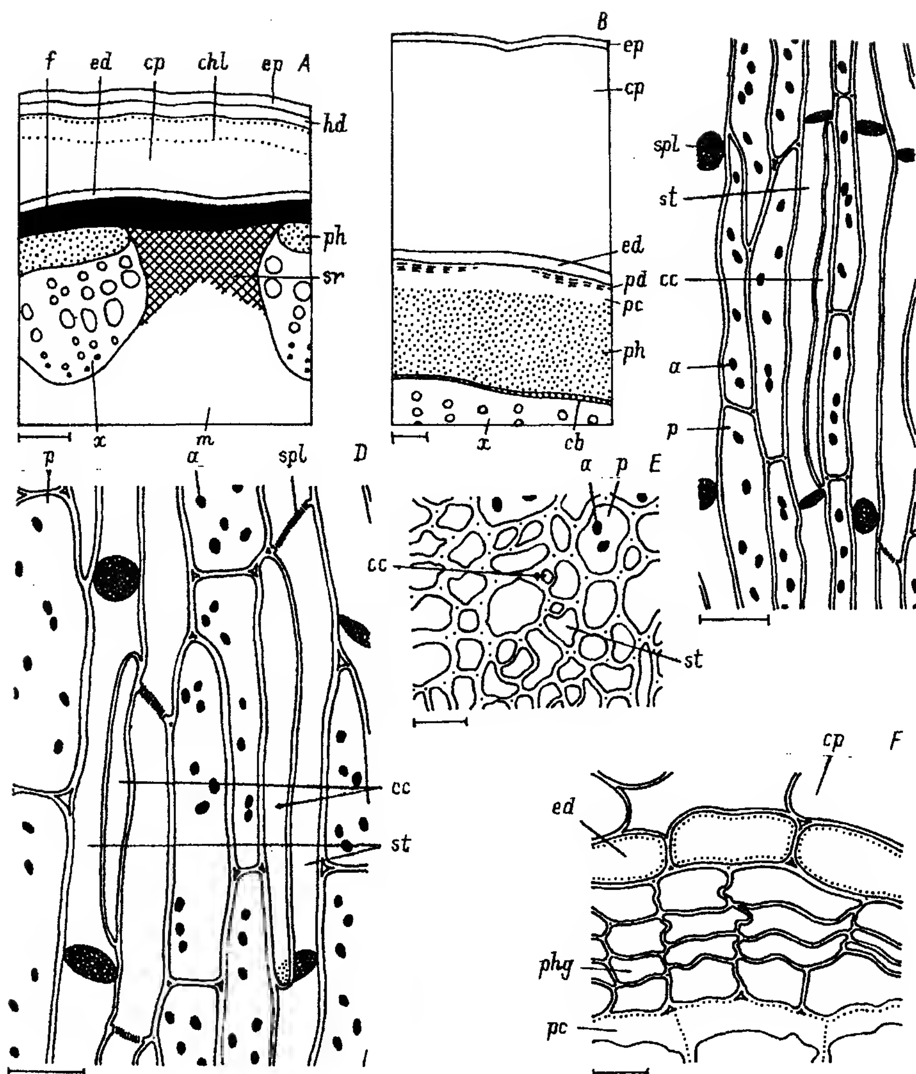


Fig. 7. *Duchesnea indica.*

A — creeping stem, transverse section; *B* — rhizome, transverse section; *C* — rhizome's phloem, radial section; *D* — rhizome's phloem, tangential section; *E* — rhizome's phloem, transverse section; *F* — the first phellogen origin in the rhizome. Other signs see figs. 1, 2. Bar: *A, B* — 0.1 mm; *C—F* — 0.01 mm.

(fig. 7, *E*). The sieve tube members are 8 to 12 µm wide, 100 to 113 µm long, and complicated with solitary companion cells (fig. 7, *C*, *D*). The axial parenchyma is starch-storing (fig. 7, *C—E*); small nodules are visible time to time in its cells' walls in radial sections of the rhizome.

Only the primary rays are recognizable in the rhizomes. They are homogeneous, parenchymal, multiseriate, up to 0.4 × 4.0 mm.

Pentaphylloides davurica, P. mandshurica

Deciduous erect shrubs with perennial branches.

Annual shoot is pubescent with uniseriate trichomes and protected with typical epidermis (fig. 8, *A*). The chlorenchyma succeeds the (1)2—3-layered subepidermal

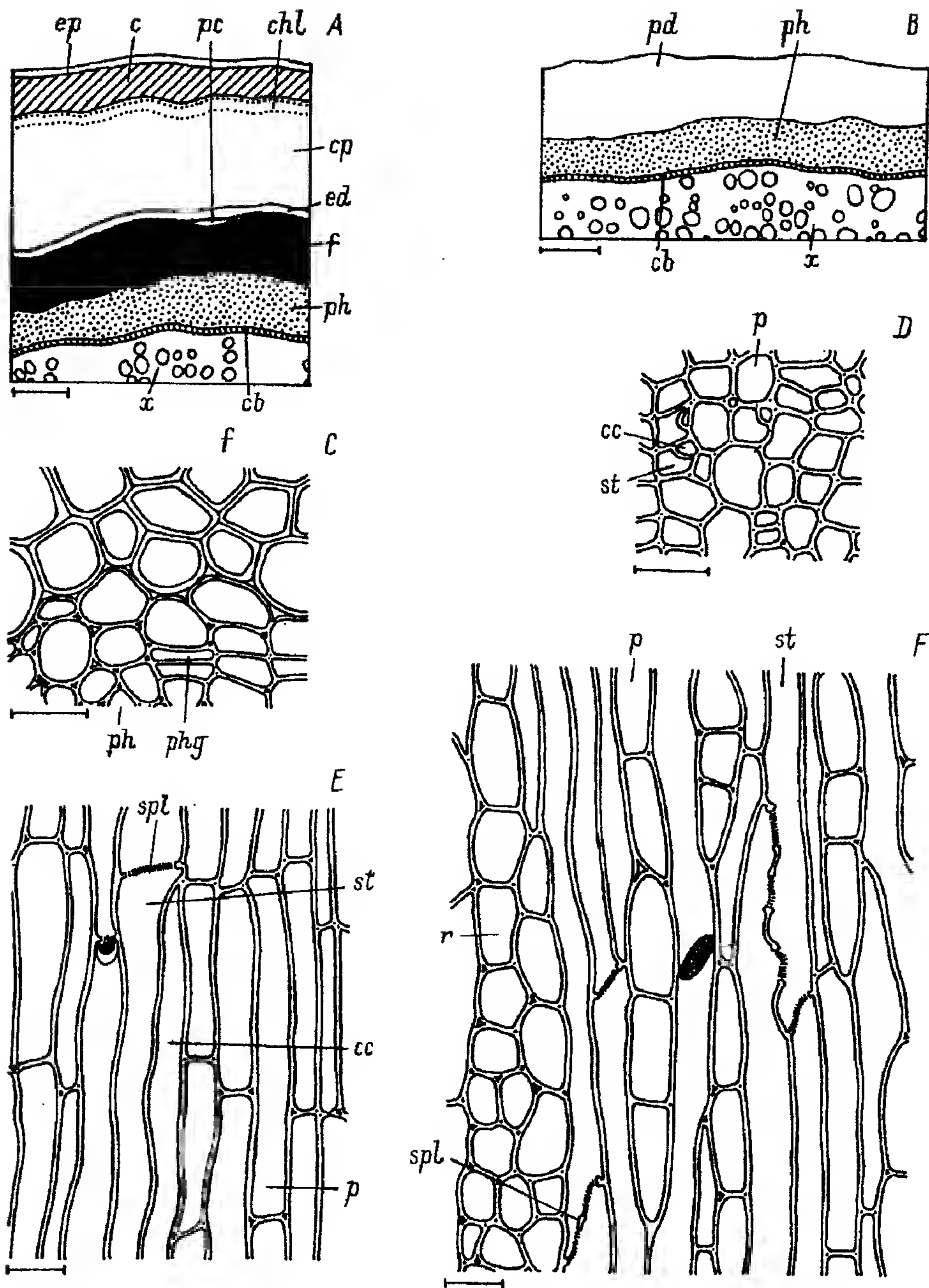


Fig. 8. *Pentaphylloides davurica.*

A — annual stem, transverse section; *B* — perennial branch, transverse section; *C* — the first phellogen origin in the annual stem, transverse section; *D* — perennial phloem, transverse section; *E* — perennial phloem, radial section; *F* — perennial phloem, tangential section. Other signs see fig. 1, 2. Bar: *A*, *B* — 0.1 mm; *C—F* — 0.01 mm.

collenchyma of angular or angular-lamellar type toward the centre of the shoot (fig. 8, *A*) in both species. It is 1-layered in *P. davurica* and 2- to 3-layered in *P. mandshurica* in which it interferes here and there in the collenchyma up to the epidermis. The bulky inner parenchyma of the cortex partly distorts to produce rexigeneous lacunas by the end of the growing season. There is starch-bearing discontinuous endodermis and tiny fragments of the parenchymal pericycle in *P. davurica*'s shoot (fig. 8, *A*).

The stele periphery is occupied with multilayered ring of thin-walled lignified fibres of the protophloem (fig. 8, *A*, *C*) with parenchymal intrusions (not shown).

Prominent cambial activity soon transforms the original eustele, typical of herbs (Dormer, 1946), into juxtaposed rings of the phloem and xylem (fig. 8, *A*), characteristic of trees and shrubs (Dormer, 1946). The phloem ring is 30—35 µm wide. It consists of sieve rubes ca. 5 µm in diam. with their companion cells and axial parenchyma outnumbering the sieve tubes. Obliterated sieve tubes are sometimes visible in the outer phloem by the end of the growing season. The rays are uni- and bi-seriate.

The first phellogen arises in the phloem parenchyma interior the protophloem fibres (fig. 8, *C*) and produces 1- to 2-layered starch-storing phelloderm and phellem of alternating zones of wider and narrower cells, respectively. Periderm developing results in abscission of the cortex.

Perennial branch. Ringlike rhytidome is a protective structure of the perennial branch, but its outer rings are easily caducous and never retain in preparations (fig. 8, *B*) making appearance as if the branch were protected with ordinary periderm. Contrarily to the annual shoot phellem, the phellem of perennial shoot is rather thin, homogeneous.

All phloem interior the innermost periderm is soft, conducting (fig. 8, *B*), ca. 15 µm wide in *P. davurica* and 30—35 µm in width in *P. mandshurica*. Its cells are more or less clearly in radial files (fig. 8, *D*). The axial parenchyma is homogeneous. The sieve tube members are 7—8 × 70—85 µm in *P. davurica*, 5—7 × 80—100 µm in *P. mandshurica*. Solitary companion cell develops in association with each sieve tube member. Simple sieve plates, transverse (fig. 8, *E*) or oblique (fig. 8, *F*), prevail, but compound ones do sometimes occur as well (fig. 8, *F*).

All the rays are homogeneous, starch-storing; the uniseriate rays are (1)4—6(12) cells high in *P. davurica* and 2—5 cells high in *P. mandshurica*; the bi-seriate ones are more than 20 cells in height in the former (fig. 8, *F*) and up to 12 cells in height in the latter.

The rhytidome rings' tissue lignifies in *P. mandshurica*. In *P. davurica*, most axial parenchyma of rhytidome rings barely stores starch; scanty crystalliferous parenchyma which each cell contains irregular crystal of calcium oxalate and few secondary phloem fibres form there, too. The sieve tubes collapse in the rhytidome rings in both species.

Sibbaldia L.
(*S. adpressa* (*Sibbaldianthe adpressa*), *S. procumbens*, *S. tetrandra* (*Dryadanthe tetrandra*))

Rhizomatous rosetten perennials with bracteate flower stocks.

Annual rhizome. *S. adpressa* and *S. procumbens* have rather ordinal rhizome morphology while in *S. tetrandra*, leaf bases merge with the internodes just like in shoots of *Sibiraea altaënsis* (Lotova, Timonin, 1998a). The rhizome is protected with glabrous epidermis (*Sibbaldia adpressa*, *S. tetrandra*) or bears sparse, unicellular, subulate trichomes with thick lignified walls (*S. procumbens*). The epidermal cells have hardly thickened external walls covered with very thin cuticle (fig. 9, *F*). The cortex is parenchymatous, 4—6-layered in *S. procumbens* and *S. tetrandra*. Very many cortical cells have thickened, slightly lignified external walls in *S. adpressa* (fig. 9, *F*).

The innermost cortical layer is an endodermis with hardly visible Casparian bands in *S. adpressa* and with slightly lignifying radial walls in *S. procumbens* (fig. 9, *C*); the inner 1-layered parenchymal pericycle produces phellogen. There is a layer of small cells that is internally underlied by 1 layer of phellogen-generating parenchyma in *S. tetrandra*. Thus, the outer layer of the two can be compared to the endodermis.

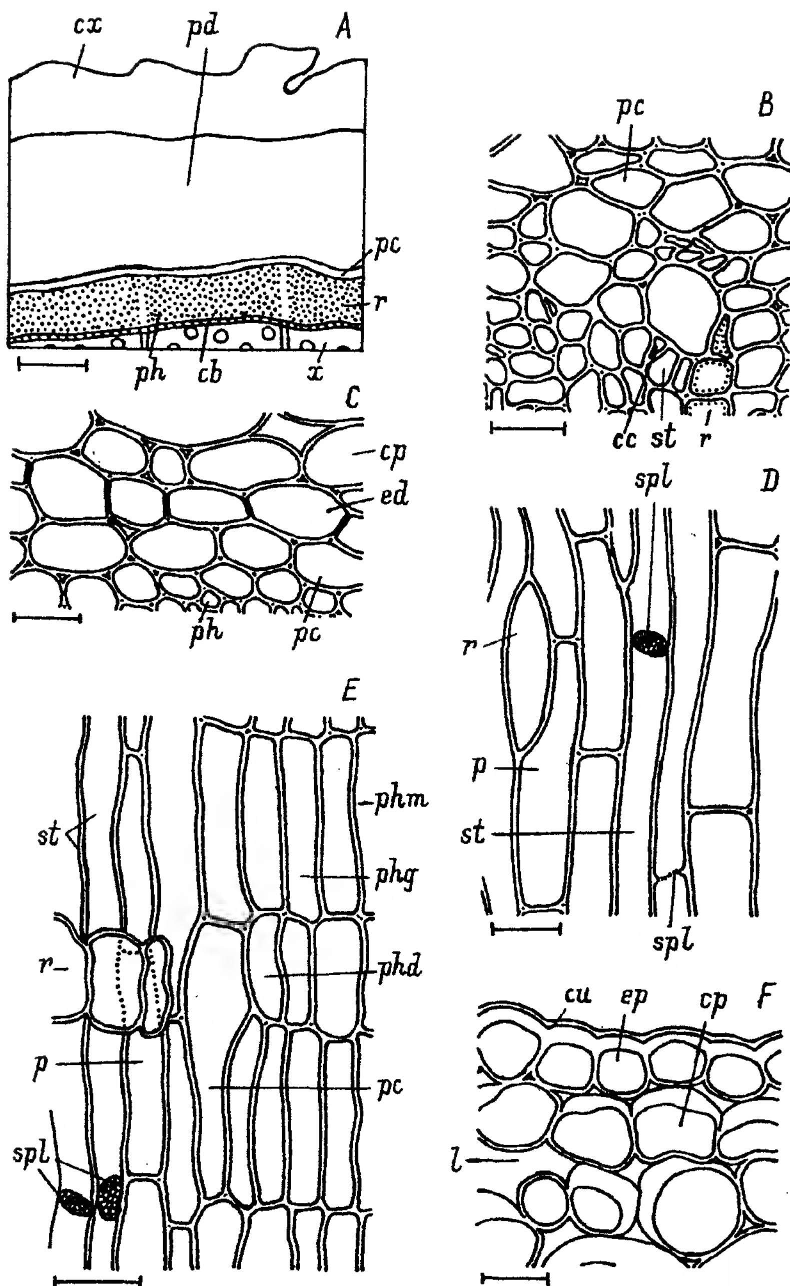


Fig. 9. Rhizome structure of *Sibbaldia procumbens* (*A—E*) and *S. adpressa* (*F*).

A — scheme of perennial rhizome, transverse section; *B* — phloem, transverse section; *C* — endodermis, transverse section; ***D*** — phloem, tangential section; *E* — phloem, radial section; *F* — outer cortex, transverse section. *phd* — phelloderm. Other signs see figs. 1, 2. Bar: *A* — 0.1 mm; *B—F* — 0.01 mm.

There are irregular masses of phloem and xylem in juxtaposition in *S. adpressa* and 4 separate collateral bundles in *S. tetrandra*. Initially multi-bandlous eustele transforms into juxtapositional rings of the phloem and xylem in *S. procumbens*. The phloem is soft, 8—11 µm thick (20—30 µm thick in *S. procumbens*); the sieve tubes are ca. 3 µm in diam. (5 µm in *S. procumbens*); the axial parenchyma is homogeneous. Uniseriate rays are present in the phloem masses in *S. adpressa* and *S. procumbens*.

Perennial rhizome. The periderm with brown phellem which outer parts ringlikely or scaly abscise protects the rhizome in *S. adpressa* and *S. tetrandra*, respectively. Dead deformed cortex remains on *S. procumbens*'s rhizome (fig. 9, *A*). The phellem is homogeneous in *S. adpressa*, though its 2 to 3 inner layers store starch. It consists of rather regularly alternating rings of flattened and non-flattened cells in *S. procumbens* and *S. tetrandra*. The flattened cells have slightly lignified radial walls in the former species. The phelloderms is 1-layered in the three species.

The phelloderm seems to adjoin the phloem in *S. adpressa*, but 1- to 3-layered parenchyma of thinwalled cells (*S. procumbens*) or even 6- to 7-layered parenchyma of thick-walled cells (*S. tetrandra*) occurs in between the two tissues. It must be considered the proliferating pericycle (fig. 9, *A*, *B*).

Juxtapositional rings of the phloem and xylem are in the stele of *S. adpressa* and *S. procumbens* (fig. 9, *A*); 4 collateral bundles are in that of *S. tetrandra*. The phloem is 20—30 µm (up to 60 µm in *S. tetrandra*) thick. No hard elements develop in the phloem (fig. 9, *B*, *D*—*E*). Unevenly thickened cell walls are typical of *S. tetrandra*'s phloem. The sieve tubes are 3—4 × 55—90 µm in *S. adpressa*, 6—7 × 60—70 µm in *S. procumbens*, and 3—4 × 60—70 µm in *S. tetrandra*. There is 1(2) companion cell(s) per sieve tube member. The sieve plates are invariably simple (fig. 9, *D*, *E*). The homogeneous axial parenchyma is starch-storing in the three species.

The homogeneous uniseriate rays 1—4 cells high are inherent in *S. adpressa* and *S. procumbens* (fig. 9, *D*, *E*). Only huge primary rays in between the 4 vascular bundles are seen in *S. tetrandra*. Anyway, the rays store starch.

Discussion

Growth habit deeply affects the anatomy of the axial organs which reflects functional specialization of aerial shoots, stolons, and rhizomes, respectively. The comparable structures are mostly very similar, however, in all the investigated species.

The innermost cortex of annual aerial shoot is evidenced to be the most diverse structure in the tribe. It varies, according to a species, from ordinary parenchyma indistinguishable from outer cortical parenchyma (*Potentilla argentea*, *P. chinensis*, *P. freyniana*, *Sibbaldia tetrandra*) to starch-storing sheath (*Potentilla goldbachii*, *Comarum palustre*, *Chamaerhodos erecta*, *Fragaria* × *ananassa*, *Pentaphylloides* sp. sp.), tannic acidbearing sheath (*Potentilla recta*, *Comarum palustre*, *Drymocallis tianshanica*), to typical endodermis which cells bear either Casparian bands (*Potentilla bifurca*, *P. cryptotaeniae*, *Fragaria* sp. sp., *Sibbaldia adpressa*) or characteristically thickened and lignified walls (*Potentilla supina*, *Fragaria* sp. sp., *Duchesnea indica*, *Sibbaldia procumbens*). Every sort of specialized innermost cortex is treated here as endodermis on the base of its spatial homology. The diversity of the endodermis is, however, taxonomically unimportant, because its variety in *Potentilla* seems to cover that in whole *Potentilleae* tribe.

The innermost cortex pattern in rhizome of *Potentilla micrantha* and rhizome and stolon of *Duchesnea indica* is worth being specially commented on. It consists of inner layer of Casparian bands bearing cells or cells with characteristically lignifying walls and of outer 1(2) layer(s) of starch-storing cells. 5-layered polydermis is asserted to be typical of rosaceous' rhizomes (Kaussmann, 1963). However, polydermal cells are always in radial files while the cells of the two layers under consideration alternate. Therefore, the two do not satisfy the criterion of the polydermis. The few-layered endodermis of

alternated cells develops in some species outside the *Rosaceae* family (Vekhov et al., 1980), but all its cells are identical. That is why only one layer should be interpreted as the endodermis in both species. There is the inner one that is recognized here as the real endodermis, because Casparian bands are much more specific to the tissue than storing the starch. Anyway, the additional non-endodermal starch-bearing sheath shows close relation between *Potentilla* and *Duchesnea*.

The perennial bark of rhizome demonstrates more abundant parenchyma than that of branches in shrubby *Comarum* and *Pentaphylloides*. The difference is quite typical of the Angiosperms' rhizomes and thereof insignificant to taxonomy. The rhizome's and branch's barks share a number of character, indeed. Either is protected with thin periderm of 1-layered phelloderm and homogeneous phellem (excepting that of *Drymocallis*, *Fragaria*, *Pentaphylloides*, *Sibbaldia procumbens*, and *S. tetrandra* which have the phellem of alternated zones of transparent and brownish cells). The periderm is underlaid with proliferating parenchymal pericycle in *Comarum* and rhizomatous herbs, but adjoins the phloem in *Pentaphylloides*. Both in branch and rhizome, the phloem shows neither hard elements, nor differentiation between conducting and nonconducting phloem (excepting *Fragaria*); its constituents and their arrangement are very similar in two organs, but copious axial parenchyma of rhizome's phloem makes its rays less distinct than the rays of branch's phloem. Besides, the perennial bark structure in shrubby species can be easily derived from the structure of that in the herb's aerial shoots and viewed as overdeveloping form of the latter.

The perennial branches of shrubby species and woody rhizomes of *Potentilla alba* have compound sieve plates and outnumbering simple ones, while all herbaceous rhizomes only possess the simple plates. The distinction is rather a reflection of herb's specificity than a mark of taxa's relationships (see also Esau, 1939).

The first phellogen arises in the outer phloem in *Pentaphylloides* and in the pericycle (in the endodermis in berween the pericycle fragments where the pericycle is discontinuous) in other investigated members. Thus, the pericyclic origin of the phellogen is sure to be a mark of the whole tribe (Bonne, 1928). Then, the difference should be of great taxonomical importance.

The tribe *Potentilleae* contains 3 Linnean genera, *Potentilla*, *Fragaria* and *Sibbaldia*, and a variable number of former segregates of *Potentilla* and *Fragaria* (*Duchesnea*). The generic rank of the three have been never questioned since their establishing (Linnaeus, 1957), inspite of the delimitations between them are conventional (Bonne, 1928). All controversies about the tribe's taxonomy have been due to different interpretations of its other members. Contrarily to the taxonomic routine, the present data show with confidence that *Pentaphylloides*, a segregate of Linnean *Potentilla*, sharply contrasts with other *Potentilleae* representatives by the site the first phellogen originates. The site the first phellogen arises seems to be of great taxonomical importance in *Rosaceae* family (Lotova, Timonin, 1998a, b, 1999a—c, 2000). Therefore, the difference is much more significant taxonomically than mostly quantitative differences between other members of the tribe, because it contradicts the tribe's syndrome.

The structure of the cortex and phloem in *Drymocallis* fits well that in other potentillas and therefore, it does not confirm the generic status of the taxon contrarily to Takhtajan (1987) and in accordance with very many taxonomists (see Focko, 1894; Schulze-Menz, 1964; Hanelt, 1971; Kalkman, 1988; Hegi, 1995).

Surprisingly enough, *Potentilla bifurca* of subgenus *Schistophyllidium* (Juzepczuk, 1941) sharply contrasts with all other *Potentilleae* members presented here in its very specific hypodermis. This could indicate artificially lowered taxonomic rank of the subgenus.

The cortex and stele anatomy of investigated *Sibbaldia* species shows some variety and might indicate dividing of the genus to be reasonable. However, the variety is nearly completely covered with that of extremely diverse *Potentilla*. Even the unusual thickening of cortical cells' walls in *S. adpressa* can be comparable to thickened walls of hypodermal cells in *Potentilla* (*Schistophyllidium*) *bifurca*.

If the taxonomy of the tribe had been based primarily on the bark anatomy, only two genera would have been recognized with confidence in the tribe: *Pentaphylloides* and very diverse *Potentilla*, the latter combining all other investigated genera which have been whenever described. Besides, *Schistophyllidium* might be worth being considered a genus rather than an infrageneric taxon. Anyway, the generic level of *Pentaphylloides* is much better evidenced than that of every other member of the tribe.

Acknowledgements

We are very grateful to Dr. A. A. Kozhevnikova, Faculty of Soil Sciences, Lomonosov Moscow State University (MSU), Dr. S. R. Mayorov, Botanical Garden, MSU, and Dr. N. I. Borisova, Yakutsk State University for sampling some species, and to Dr. I. A. Gubanov, Herbarium of MSU, for his permission to use herbarium specimens for our study. The financial support from the Russian Foundation for Basic Researches is also appreciated.

LITERATURE CITED

Bonne G. Recherches sur la pédicelle et la fleur Rosacées. Paris, 1928. 380 p.

Dormer K. J. Anatomy of the primary vascular system in dicotyledonous plants // Nature. 1946. Vol. 158. N 4032. P. 737—739.

Esau K. Development and structure of the phloem tissue // Bot. Rev. 1939. Vol. 5. N 2. P. 373—432.

Focko W. O. Rosaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. T. 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hanelt P. Familie Rosengewächse, *Rosaceae* // Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanze 1. Leipzig; Jena; Berlin, 1971. S. 410—426.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin etc., 1995. Bd IV. T. 2A. *Spermatophyta*: *Angiospermae*: *Dicotyledones* 2(2). X + 693 S.

Juzepczuk S. V. Subfam. III. *Rosoideae* // Flora URSS. Moscow; Leningrad, 1941. T. 10. P. 1—508.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Kaussmann B. Pflanzenanatomie. Jena, 1963. 624 S.

Kusnetzova T. V. et al. Inflorescences: morphological classification. St. Petersburg, 1992. 126 p. [in Russ.].

Linnaeus C. Species Plantarum. A Facsimile of the first edition 1753. London, 1957. Vol. 1. 560 p.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae—Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999a. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 4. *Roseae* and *Ulmarieae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999b. Vol. 84. N 3. P. 33—44.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 5. *Kerrieae* and *Cercocarpeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999c. Vol. 84. N 9. P. 10—20.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 2000. Vol. 85. N 11. P. 21—28.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // A. Engler. Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

Vekhov V. N. et al. Student's mannual of practise of anatomy and morphology of higher plants. Moscow, 1980. 196 p. [in Russ.].

Lomonosov Moscow State University
E-mail: timonin@3.hiplants.bio.msu.ru

Received 25 VIII 1998

РЕЗЮМЕ

Описана анатомия кортекса и флоэмы соответственно надземных побегов, столонов, корневищ и многолетних ветвей у 8 родов (*Potentilla*, *Chamaerhodos*, *Comarum*, *Drymocallis*, *Pentaphylloides*, *Fragaria*, *Duchesnea*, *Sibbaldia*) из 13, составляющих трибу *Potentilleae*, по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Строение этих структур в существенных чертах идентично у всех исследованных родов, но у *Pentaphylloides* феллоген закладывается в наружной флоэме, а у остальных представителей — в перицикле. Уникально строение гиподермы у *Potentilla bifurca* из подрода *Schistophyllidium*. *Pentaphylloides* и, возможно, *Schistophyllidium* заслуживают родового ранга, тогда как все остальные исследованные представители данной трибы можно было бы объединить в один полиморфный род *Potentilla*.

УДК 581.526.425 (470.13)

© С. В. Дегтева

ВИДОВОЙ СОСТАВ БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ ПОДЗОН СРЕДНЕЙ И ЮЖНОЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

S. V. DEGTEVA. SPECIES COMPOSITION OF THE MIDDLE- AND SOUTHERN TAIGA BIRCH FORESTS OF THE KOMI REPUBLIC

Приведены сведения о видовом составе сосудистых растений березняков подзон средней и южной тайги в пределах Республики Коми. Показано, что в исследованном районе березняки — наиболее разнообразная по видовому составу лесная формация, насчитывающая 346 видов, относящихся к 195 родам из 62 семейств. Систематическая и географическая структура флористического комплекса березняков в целом отражает специфику флоры подзоны средней тайги. Отличительной особенностью является увеличение доли неморальной и неморально-бореальной широтных групп при снижении численности полизональных видов. В березняках меньше, чем в хвойных лесах, доля циркумполярных видов. Сравнение ценотической значимости видов в еловых и березовых лесах показало, что виды «свиты» ели не антагонистичны березе. Одновременно для березняков характерно значительное разнообразие луговых и опушечно-полянных видов. Выявлена региональная специфика флористического комплекса березовых лесов.

Ключевые слова: Республика Коми, березовые леса, видовой состав, сосудистые растения.

С 1995 г. специалисты Института биологии Коми НЦ УрО РАН начали комплексное исследование лиственных лесов подзон средней и южной тайги с целью разработки их типологии, выявления флористического разнообразия (Дегтева, 1996, 1998; Пыстина, Херманссон, 1996; Шубина и др., 1996).

Березняки — наиболее изученная из встречающихся в Республике Коми формация лиственных пород (Производительные..., 1954; Состояние..., 1997), однако сведения о ее видовом разнообразии в литературе не многочисленны (Дегтева, 1992; Шиханова, 1996; Флора..., 1997). Нами проанализирован видовой состав сосудистых растений, встречающихся в березняках подзон средней и южной тайги. При составлении списка использованы материалы 300 геоботанических описаний, выполненных автором в Княжпогостском, Корткеросском, Койгородском, Сыктывдинском, Сысольском, Троицко-Печорском, Усть-Вымском, Усть-Куломском, Прилузском районах республики. Привлечено около 100 описаний, хранящихся в фитоценарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (авторы — А. Н. Лащенкова, Н. И. Непомилуева, И. Е. Павлова, Ю. П. Юдин).

В средне- и южно-таежных березовых лесах зафиксировано 346 видов, относящихся к 195 родам из 62 семейств. Березняки — наиболее разнообразная по видовому составу лесная формация. Здесь встречается 36.9 % от общего количества видов (937) таежной зоны Республики Коми (Флора..., 1987) (для сравнения: в ельниках — 21 %, сосняках — около 15 %, на лугах — 34.5 %) (Мартыненко, 1990, 1996). Высокая видовая насыщенность березняков обусловлена, вероятно, тем, что сообщества этой формации распространены в широком спектре экотопов, а также — особой ролью березы как эдификатора, который способствует обогащению почв (Сукачев, 1938; Ермаков, 1986, и др.) и формирует под пологом насаждений световой режим, благоприятный для развития видов гелиофитов (Ниценко, 1969а). Пропорция,

ТАБЛИЦА 1

Ведущие семейства сосудистых растений в формации березовых лесов и подзоне средней тайги Республики Коми

Семейство	Березовые леса		Подзона средней тайги (Мартыненко, 1996)	
	А	Б	А	Б
Asteraceae	36	1	68	1
Poaceae	36	2	67	2
Cyperaceae	27	3	61	3
Ranunculaceae	19	4	37	5
Rosaceae	17	5	41	4
Salicaceae	16	6		Ниже 10
Caryophyllaceae	13	7	33	6
Orchidaceae	12	8	21	10
Apiaceae	11	9		Ниже 10
Fabaceae	10	10	22	9
Scrophulariaceae		Ниже 10	32	7
Brassicaceae		» 10	25	8

Примечание: А — число видов, Б — занимаемое семейством место. Сведения о численности семейств, занимающих место ниже 10, не приводятся.

характеризующая соотношение числа семейств, родов и видов в березовых лесах (1 : 3.1 : 5.6), в целом отражает особенность флоры подзоны средней тайги, для которой данное соотношение составляет 1 : 3.5 : 7.9 (Мартыненко, 1996).

В березняках к наиболее богатым по числу видов относятся семейства *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, *Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Salicaceae*, *Orchidaceae*, *Caryophyllaceae*, *Apiaceae*, *Fabaceae*. Спектр ведущих семейств в целом соответствует систематической структуре флоры подзоны средней тайги (табл. 1). Значение коэффициента ранговой корреляции (Шмидт, 1984) составляет 0.7. В первую десятку семейств в березовых лесах не попадают семейства *Brassicaceae* и *Scrophulariaceae*. Одновременно усиливаются позиции семейств *Orchidaceae*, *Apiaceae* и *Salicaceae*. 10 ведущих семейств объединяют 197 видов (56.9 % видового состава).

Среди наиболее крупных родов — *Carex* (26 видов), *Salix* (15), *Hieracium* (10), *Viola* (9), *Ranunculus*, *Stellaria* (по 8), *Calamagrostis* (7), *Galium*, *Poa* (по 5). Ведущие роды содержат 93 вида (26.9 %). Бóльшая же часть родов (130, или 66.7 %) содержит только по одному виду. Величина родового коэффициента (отношение числа видов к числу родов) составляет 1.8. Наличие большого количества одновидовых семейств и родов характерно и для всей флоры таежной зоны Республики Коми, что свидетельствует о ее миграционном характере (Мартыненко, 1996).

Анализ ареалов видов показал, что облик флористического комплекса березовых лесов определяет бореальная широтная группа видов (табл. 2). К числу бореальных видов относятся эдификаторы формации — *Betula pubescens* и *B. pendula*, а также такие ценотически значимые виды, как *Picea obovata*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*, *Aconitum septentrionale*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex appropinquata*, *Avenella flexuosa*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium sylvaticum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea* и др. Довольно значительно разнообразие представителей неморально-бореальной и неморальной групп. В березняках зафиксировано более 2/3 числа видов южных широтных групп, отмеченных во всей флоре подзоны средней тайги. Однако большинство из них, за исключением *Aegopodium podagraria* и *Phegopteris connectilis*, не играют заметной ценотической роли. К числу довольно постоянных, но малообильных видов южных групп могут быть отнесены *Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, *Milium effusum*, *Paris quadrifolia*.

ТАБЛИЦА 2

Число видов (1) и процентное участие (2) географических и эколого-ценотических групп сосудистых растений в березняках, хвойных лесах и во всей флоре подзоны средней тайги европейского северо-востока России

Группа видов	Березняки		Сосняки (Мартыненко, 1990)		Ельники (Мартыненко, 1990)		Подзона средней тайги (Мартыненко, 1996)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Широтная								
Бореальная	260	76.7	110	82.0	146	79.8	491	66.7
Неморальная и неморально-бореальная	29	8.6	8	6.0	11	6.0	44	6.0
Гипоарктическая	21	6.2	13	9.7	17	9.3	40	5.4
Полизональная	12	3.5	3	2.2	7	3.8	94	12.8
Аркто-альпийская	12	3.5	—	—	2	1.1	19	2.6
Лесостепная	5	1.5	—	—	—	—	45	6.1
Арктическая	—	—	—	—	—	—	3	0.4
Долготная								
Евразиатская	145	42.8	51	38.0	67	36.6	258	36.4
Циркумполярная	110	32.5	57	42.5	69	37.7	234	30.4
Европейская	60	17.6	19	14.1	30	16.4	178	24.2
Азиатская (сибирская)	22	6.5	7	5.2	16	8.7	45	6.1
Космополитная	2	0.6	—	—	1	0.5	21	2.8
Эколого-ценотическая								
Лесная	123	37.4	67	50.1	95	51.9	172	23.4
Луговая и лугово-лесная	126	38.3	28	20.9	53	29.0	264	35.8
Водно-болотная и болотная	65	19.7	38	28.3	32	17.5	142	19.3
Сорная	11	3.4	1		3	1.6	88	12.0
Скальных комплексов	4	1.2	0.7	—	—	—	Данных нет	
Водная							46	6.2
Прочие							24	3.3

Виды северных широтных групп не многочисленны. Доля гипоарктических и аркто-альпийских растений в березняках несколько выше, чем в других формациях лиственных лесов (Дегтева, 1998), что связано с их расположением в предгорьях и горах Урала, заболоченных местообитаниях. Именно к ним приурочены в подзонах средней и южной тайги гипоарктические (*Betula nana*, *B. humilis*, *Salix lapponum*, *Chamaedaphne calyculata*) и аркто-альпийские (*Salix hastata*, *S. glauca*, *Pedicularis compacta*) растения. Отношение числа видов бореальной и северных широтных групп во флористическом комплексе березовых лесов составляет 7.9 : 1. Этот показатель близок к пропорциям, характерным для еловых (7.7 : 1) и сосновых (8.4 : 1) лесов (Мартыненко, 1996). Из немногочисленных полизональных видов к числу доминантов травяно-кустарничкового покрова в березняках относятся *Equisetum fluviatile* и *E. palustre*.

Бóльшая часть видов, встречающихся в березовых лесах, имеет широкие евразиатские и циркумполярные ареалы. Среди растений, относящихся к евразиатскому долготному элементу, могут быть упомянуты такие постоянные и обильные, как *Betula pubescens*, *Picea obovata*, *Salix phylicifolia*, *Aegopodium podagraria*, *Aconitum septentrionale*, *Carex cespitosa*, *Carex globularis*, *Filipendula ulmaria*. Наиболее типичными циркумполярными видами являются *Juniperus communis*, *Rosa acicularis*, *Bistorta major*, *Dryopteris expansa*, *Equisetum fluviatile*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Menyanthes*

trifoliata. Довольно значительна доля видов европейского долготного элемента. Наиболее характерны *Betula pendula*, *Rosa majalis*, *Sorbus aucuparia*, *Avenella flexuosa*, *Carex appropinquata*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis paludosa*, *Dryopteris carthusiana*, *Lathyrus vernus*, *Melampyrum pratense* и *M. sylvaticum*. Отмечены виды азиатской и космополитной групп ареалов, но их доля (табл. 2) и ценотическая роль не велики.

Отличительной особенностью флористического комплекса березняков в сравнении с флорой таежной зоны является увеличение доли неморальной и неморально-бореальной широтных групп при снижении численности полизональных видов. Соотношение долготных групп видов в березовых лесах соответствует таковому во флоре подзоны средней тайги и таежной зоны в целом. В то же время в среднетаежных березняках меньше, чем в хвойных лесах, доля циркумполярных видов.

Среди растений, встречающихся в березняках, преобладают травы (285 видов, или 82.5 %), а среди последних многолетние корневищные гемикриптофиты. Фанерофиты менее многочисленны, причем на один вид древесных жизненных форм приходится 5 видов трав. Отмечены 15 видов деревьев и 29 видов кустарников. Среди деревьев помимо эдификаторов (*Betula pubescens* и *B. pendula*) значительным постоянством и заметной ценотической ролью характеризуются *Picea obovata*, в меньшей степени — *Populus tremula*, *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris* (табл. 3). Среди кустарников наиболее разнообразны представители рода *Salix*, а к числу наиболее постоянных видов относятся *Juniperus communis*, *Lonicera pallasii*, *Rosa acicularis*, *Sorbus aucuparia*. В тех случаях, когда в древостоях имеется примесь ольхи серой, под их пологом может развиваться густой подлесок из *Rubus idaeus*. Численность кустарничков не велика, отмечено 13 видов. Некоторые виды кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) не только константны в формации березовых лесов, но и выступают в роли доминантов.

Среди ценотических групп видов превалируют лесная и луговая. Довольно многочисленна в формации березовых лесов группа водно-болотных и болотных растений. Это связано с тем, что береза нередко образует насаждения в местообитаниях с избыточным, застойным увлажнением. В березовых лесах отмечены также сорные растения, виды, характерные для скальных комплексов, но они крайне немногочисленны (табл. 2). По отношению к фактору богатства почв преобладают виды олиго-мезотрофы и мезотрофы, по отношению к влажности — мезофиты, гигромезофиты и мезогигрофиты. Доля видов других экологических групп мала (рис. 1).

Несмотря на то что значительная часть березовых лесов сформировалась на месте ельников и сосняков, флористический состав их достаточно своеобразен. Ценотическая значимость отдельных видов в основных ярусах березовых и хвойных лесов различна (табл. 3).

В древостое березовых лесов возрастают встречаемость и доля лиственных пород (*Betula pubescens*, *B. pendula*, *Populus tremula*). Ель сохраняет высокое постоянство и, занимая подчиненное положение в основном пологе, нередко доминирует во втором ярусе насаждений. К числу мезотопных видов (встречаемость 30—60 %) помимо осины принадлежат *Abies sibirica* и *Pinus sylvestris*. Из видов, встречающихся в подлеске березняков, к числу эвритопных (встречаемость 61—100 %) относится *Sorbus aucuparia*. Такие стенотопные (встречаемость 1—29 %) в хвойных лесах виды, как *Rosa acicularis*, *Lonicera pallasii*, *Juniperus communis*, в березовых лесах становятся мезотопными. Нижние ярусы березняков характеризуются значительной пестротой видового состава, около 40 видов имеют встречаемость более 20 %. В травяно-кустарничковом покрове березняков, так же как и в хвойных лесах, высоким постоянством отличаются некоторые кустарнички — *Linnaea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, причем последние 2 вида нередко достигают значительного обилия и выступают в роли содоминантов и доминантов. В то же время такие типичные растения заболоченных сосняков, как *Vaccinium uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaedaphne calyculata*, в березовых лесах резко снижают свою встречаемость. Из травянистых растений к числу эвритопных и мезотопных в березняках относятся в основном виды, которые А. А. Ниценко (1969б) рассматривает как свиту ели: *Trien-*

ТАБЛИЦА 3

Встречасмость (%) видов в березовых, еловых и сосновых лесах

Вид	Березняки	Ельники (Мартыненко, 1990)	Сосняки (Мартыненко, 1990)
Деревья			
Betula pubescens Ehrh.	97.0	81.0	64.0
Picea obovata Ledeb.	95.0	100.0	56.0
Populus tremula L.	47.2	+	15.0
Abies sibirica. Ledeb.	45.2	46.0	+
Pinus sylvestris L.	43.1	22.0	100.0
Betula pendula Roth	21.8	+	+
Pinus sibirica Du Tour	18.6	27.0	+
Кустарники			
Sorbus aucuparia L.	62.6	51.0	19.0
Rosa acicularis Lindl.	50.2	27.0	13.0
Lonicera pallasii Ledeb.	47.8	10.0	+
Juniperus communis L.	41.1	12.0	14.0
Salix caprea L.	28.7	+	14.0
Rubus idaeus L.	20.4	+	+
Alnus incana (L.) Moench.	18.6	+	+
Padus avium Mill.	13.4	+	+
Daphne mezereum L.	12.4	+	+
Salix phylicifolia L.	10.0	+	+
Лианы			
Atragene sibirica L.	13.0	+	+
Кустарнички			
Vaccinium vitis-idaea L.	69.9	71.0	81.0
V. myrtillus L.	69.9	80.0	70.0
Linnaea borealis L.	41.8	59.0	19.0
Lycopodium annotinum L.	25.1	26.0	+
Vaccinium uliginosum L.	+	10.0	46.0
Oxycoccus palustris Pers.	+	+	22.0
Ledum palustre L.	+	15.0	43.0
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench.		+	35.0
Травы			
Trientalis europaea L.	74.6	49.0	14.0
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.	63.9	13.0	29.0
Luzula pilosa (L.) Willd.	56.9	21.0	17.0
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	55.5	29.0	16.0
Equisetum sylvaticum L.	53.2	79.0	19.0
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	51.8	32.0	+
Solidago virgaurea L.	51.8	+	13.0
Oxalis acetosella L.	51.2	42.0	+
Melampyrum pratense L.	49.8	28.0	24.0
Angelica sylvestris L.	48.5	+	+
Deschampsia cespitosa (L.) P. B.	47.8	+	+
Rubus arcticus L.	47.2	13.0	+

Вид	Березняки	Ельники (Мартыненко, 1990)	Сосняки (Мартыненко, 1990)
Geranium sylvaticum L.	44.8	12.0	+
Rubus saxatilis L.	44.8	14.0	10.0
Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	40.8	+	—
Melica nutans L.	37.7	+	+
Cirsium heterophyllum (L.) Hill	34.8	+	+
Stellaria holostea L.	32.1	+	—
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	30.8	12.0	+
Fragaria vesca L.	30.8	+	+
Melampyrum sylvaticum L.	29.8	+	+
Milium effusum L.	29.4	+	+
Equisetum pratense Ehrh.	28.8	+	—
Vicia sepium L.	28.8	+	+
Hieracium umbellatum L.	26.8	+	+
Carex globularis L.	26.4	45.0	43.0
Orthilia secunda (L.) House	26.1	17.0	+
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	25.4	10.0	+
Avenella flexuosa (L.) Drej.	24.8	14.0	16.0
Calamagrostis canescens (Web.) Roth	23.8	+	—
Pyrola minor L.	23.8	+	+
Aconitum septentrionale Koelle	22.4	+	
Galium boreale L.	22.1	10.0	+
Paris quadrifolia L.	21.7	+	—
Viola epipsila Ledeb.	21.1	+	+
Ranunculus propinquus C. A. Mey.	20.4	+	—
Rubus chamaemorus L.	+	63.0	24.0

Примечание. Приведены виды, встречаемость которых хотя бы в одной формации составляет более 20 %. «+» — встречаемость менее 10 %, «—» — вид отсутствует.

talis europaea, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Luzula pilosa*, *Solidago virgaurea*, *Oxalis acetosella*, *Melampyrum pratense*, *Dryopteris carthusiana*. Данные виды на исследованной территории под пологом березы отмечаются чаще, чем в хвойных лесах.

В березняках выявлены более высокие, чем в хвойных лесах, показатели встречаемости неморальных (*Stellaria holostea*, *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*) и неморально-бореальных (*Melica nutans*, *Paris quadrifolia*, *Rubus saxatilis*) растений. Вероятно, это объясняется способностью лиственных пород обогащать почву элементами минерального питания, которая подчеркивалась многими исследователями (Ганц, 1940; Ремезов, Быкова, 1953; Эйзенрейх, 1959; Ниценко, 1969а). Однако дубравные виды не играют заметной роли в сложении травяно-кустарничкового яруса березовых лесов. Они отмечены лишь под пологом березняков, сформировавшихся в юго-западных районах республики в долинных ландшафтах р. Сысола.

Заметным постоянством в травяно-кустарничковом ярусе березняков характеризуются *Angelica sylvestris*, *Geranium sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Fragaria vesca*, *Vicia sepium*, *Hieracium umbellatum*, *Trollius europaeus*. А. А. Ниценко (1969а, б, 1972) указывал, что эти и некоторые другие опушечно-полянные виды характерны для светлых лесов и кустарников (березовых, осиновых, ольховых). Их появлению в лиственных лесах благоприятствуют увеличение освещенности, уменьшение кислотности и обогащение почв. В хвойных лесах встречаемость видов данной группы не превышает 14 %.

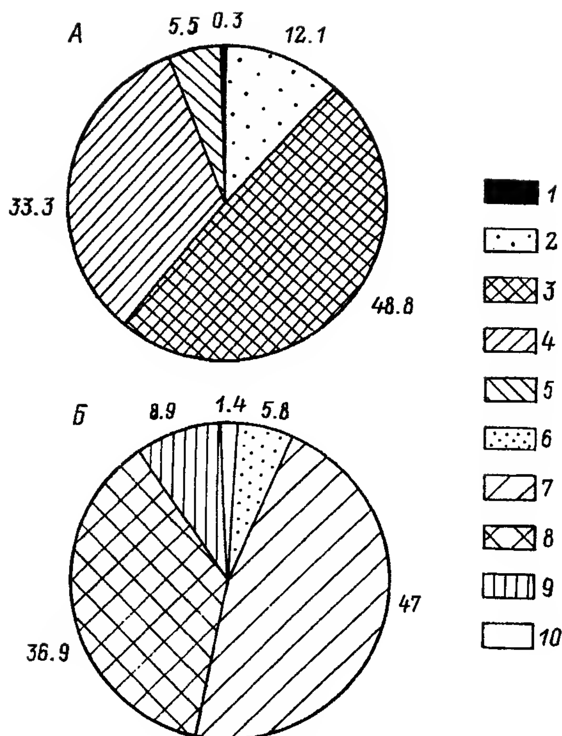


Рис. 1. Соотношение (%) экологических групп видов по увлажнению (А) и богатству (Б) почв в березняках.

1 — ксерофиты, *2* — ксеромезофиты, *3* — мезофиты, *4* — мезогигрофиты, *5* — гигрофиты, *6* — олиготрофы, *7* — олигомезотрофы, *8* — мезотрофы, *9* — мезоэутрофы, *10* — эутрофы.

Поскольку многие березняки формируются в местообитаниях с повышенным увлажнением, заметную ценотическую роль в сообществах этой формации играют гигрофильные травы: *Equisetum sylvaticum*, *Calamagrostis purpurea*, *C. canescens*, *Filipendula ulmaria*, *Aconitum septentrionale*, *Carex cespitosa*, *Viola epipsila*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens* и др. В то же время снижается встречаемость некоторых влаголюбивых видов, характерных для заболоченных сосняков и ельников: *Carex globularis*, *Rubus chamaemorus*, *Equisetum palustre*, *Eriophorum vaginatum*.

Березовые леса по происхождению подразделяются на коренные и производные, причем флористические комплексы коренных и вторичных лесов достаточно своеобразны. Это хорошо прослеживается на материалах, собранных нами в 1986, 1989 и 1990 гг. в Троицко-Печорском р-не Республики Коми. Для анализа привлечены также описания, выполненные ранее (Павлова, 1970) и хранящиеся в фитоценарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Исследованы березовые и еловые леса Печорской низменности (окрестности с. Троицко-Печорск), предгорий Урала (бассейн среднего течения р. Илыч) и нижней части горно-лесного пояса (долина р. Печора в верхнем течении). В окрестностях с. Троицко-Печорск распространены преимущественно вторичные березняки, развившиеся после рубок хвойных лесов. К окраинам обширных болотных массивов приурочены заболоченные березовые леса, имеющие коренное происхождение. В бассейне р. Илыч значительные площади березняков возникли в процессе естественной пирогенной сукцессии. Насаждения березы в долине верхнего течение р. Печора имеют коренное происхождение, сформировались на аллювиальных наносах, заменив во времени сообщества травянистых растений. Сопоставление имеющихся данных показывает, что ценотическая

роль видов в березняках различного происхождения, приуроченных к разным ландшафтным зонам, не одинакова (табл. 4).

По мере продвижения к горам Урала возрастает участие в древостоях видов сибирской полидоминантной тайги — *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*. Одновременно снижается роль *Pinus sylvestris*. В березовых лесах предгорий и нижнего пояса гор выше участие *Lonicera pallasii*, *Juniperus communis*. Эти закономерности характерны не только для данной формации, но и для растительного покрова рассматриваемой территории в целом (Корчагин, 1940; Растительность..., 1980; Лавренко и др., 1995). В травяно-кустарничковом покрове коренных заболоченных березняков Печорской низменности наиболее значительна ценотическая роль *Carex appropinquata*, *C. cespitosa*, *Equisetum palustre*, *Menyanthes trifoliata*, *Bistorta major*, реже встречаются сообщества, в покрове которых доминируют *Carex rostrata*, *Eriophorum vaginatum*. К числу постоянных видов-наполнителей, среднее удельное покрытие которых составляет 19 %, относятся *Rumex thyrsiflorus*, *Caltha palustris*, *Comarum palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Galium palustre*. Из малообильных, но довольно постоянных видов можно отметить *Angelica sylvestris*, *Galium uliginosum*, *Pyrola rotundifolia*, *Trisetum sibirica*. Проведенные нами зональные геоботанические исследования показали, что охарактеризованный флористический комплекс характерен для заболоченных березняков не только Троицко-Печорского р-на, но и юго-западных районов республики (Сыктывдинского, Прилузского). В производных березовых лесах, сформировавшихся преимущественно на месте ельников, наиболее постоянны и обильны виды свиты ели: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Oxalis acetosella*, *Carex globularis*. При этом на видовой состав накладывают заметный отпечаток ландшафтные особенности территорий. На Печорской низменности, где высок общий процент заболоченных лесов, во вторичных березняках могут изредка доминировать влаголюбивые виды — *Filipendula ulmaria*, *Eriophorum vaginatum*. В производных березняках предгорной ландшафтной зоны, как и в коренных лесах, возрастает роль *Avenella flexuosa*. Травостой коренных березняков, сформировавшихся в процессе зарастания пойменных лугов в долине р. Печора, отличается высоким видовым разнообразием. Ярко выраженные доминанты, как правило, отсутствуют, но имеется группа видов, определяющих облик сообществ, — *Aconitum septentrionale*, *Thalictrum minus*, *Crepis sibirica*, *Chamaenerion angustifolium*, *Cirsium heterophyllum*, *Geranium sylvaticum*. Высокой константностью характеризуются также *Milium effusum*, *Calamagrostis purpurea*, *Valeriana wolgensis*, *Veratrum lobelianum*, *Geranium albiflorum*, *Trollius europaeus*, но обилие этих видов несколько меньше. Данные сравнения списков видового состава ельников, коренных и производных березняков различных ландшафтных зон с использованием коэффициента Стугрена-Радулеску (Шмидт, 1984) свидетельствуют о том, что специфика флористических комплексов в значительной степени зависит от особенностей ландшафта (табл. 5, рис. 2). Наиболее специфичен видовой состав березняков Печорской низменности. Флористический состав березовых лесов предгорного и горного районов, а также производных березняков различного происхождения отличается в меньшей степени. При этом видовая композиция березняков, возникших в процессе естественных пирогенных сукцессий, в большей степени сходна с видовым составом коренных еловых лесов, чем видовой состав березовых лесов, сформировавшихся на вырубках. Вероятно, это связано с тем, что антропогенное воздействие оказывает более сильное трансформирующее влияние на видовой состав лесов, чем пожары.

Сопоставление полученных нами данных о видовом составе березняков Республики Коми с имеющимися в литературе сведениями о флористическом разнообразии березовых лесов Белоруссии (Козловская, 1978) и северо-запада России (Ниценко, 1969а, 1972; Василевич, 1996, 1997) выявило региональную специфику. При продвижении с юго-запада на северо-восток Восточно-Европейской равнины меняется ценотическая роль видов-эдификаторов формации. Береза пушистая, которая в Белоруссии и на европейском северо-западе России приурочена в основном к

ТАБЛИЦА 4

Ценотическая значимость видов в коренных и производных березовых лесах различных ландшафтных зон

Вид	Заболоченные березняки Печорской низменности						Производные пирогенные березняки предгорий Урала			Первичные долинные березняки верховий р. Печора (горная ландшафтная зона)		
	коренные			производные								
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Деревья												
Betula pubescens	V			V			V			V		
Picea obovata	V			V			V			V		
Pinus sibirica	I			I			V			II		
P. sylvestris	I			III			I			I		
Abies sibirica				I			III			III		
Populus tremula				II			I			—		
Кустарники												
Lonicera pallasii	I			I			IV			IV		
Juniperus communis	—			I			IV			III		
Rosa acicularis	—			I			III			II		
Rubus idaeus	—			I			II			I		
Salix dasyclados	—			—						II		
Spiraea media	—			—			I			I		
Кустарнички												
Oxycoccus palustris	III	р	57.1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea	II	ед	100.0	IV	н-с-г	29.4	V	н-с	35.5	—	—	—
Linnaea borealis	I	ед	100.0	II	н, н-с	41.6	IV	н, н-с	21.7	—	—	—
Vaccinium myrtillus	I	ед	100.0	II	н-с-г	62.5	IV	н-с, с	18.5	II	н, н-с	40.0
Diphasiasrum complanatum	—	—	—	I	с-г	40.0	II	ед-р	22.2	—	—	—
Lycopodium annotinum	—	—	—	II	н	20.0	II	ед-р	15.4	—	—	—
Травянистые растения												
Rumex thyrsiflorus	V	н	10.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Caltha palustris	IV	н	11.1	I	р	100.0	—	—	—	I	ед	100.0
Carex cespitosa	IV	с-г	37.5	—	—	—	—	—	—	II	ед	100.0
Comarum palustre	IV	н	25.0	I	р	100.0	—	—	—	I	р	100.0

Bistorta major	III	н-с	14.3	—	—	—	I	ед	100.0	III	р-н	12.5
Carex apporopinquata	III	н, с, с-г	60.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Epilobium palustre	III	р-н	14.3	—	—	—	—	—	—	I	ед	100.0
Galium palustre	III	н	25.0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Menyanthes trifoliata	III	н, с	85.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex rostrata	II	г	33.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Eriophorum vaginatum	II	н, г	66.7	I	г	33.3	—	—	—	—	—	—
Melampyrum pratense	II	ед	100.0	IV	н, с	7.4	IV	н, н-с	20.8	I	ед	100.0
Trientalis europaea	II	ед	100.0	III	н-с	26.1	V	р, р-н	21.9	II	ед	100.0
Calamagrostis purpurea	I	ед	100.0	III	р	26.9	III	р-н	7.1	V	н-с, с, г	15.8
Carex globularis	I	ед	100.0	II	н, г	38.9	II	с	28.6	—	—	—
Chamaenerion angustifolium	I	ед	100.0	III	н, с	13.6	V	н-с	9.7	V	р-н, н	27.8
Gymnocarpium dryopteris	I	ед	100.0	II	н-с-г	40.0	IV	с, с-г	29.2	II	р-н, н	60.0
Melampyrum sylvaticum	I	ед	100.0	I	н	50.0	III	н	11.1	I	ед	100.0
Milium effusum	I	ед	100.0	I	н	50.0	II	р	36.4	IV	р, р-н	46.7
Myosotis palustris	I	ед	100.0	—	—	—	—	—	—	II	ед	100.0
Oxalis acetosella	I	ед-р	50.0	III	н, н-с	26.3	III	н, н-с	26.3	I	ед	100.0
Maianthemum bifolium	I	ед	100.0	I	н	37.5	II	н-с	8.3	I	ед	100.0
Rubus arcticus	I	ед	100.0	II	н, с	33.3	V	н-с	37.5	—	—	—
R. saxatilis	I	ед	100.0	I	ед-р	100.0	III	н-с-с-г	29.4	I	ед-р	33.3
Stellaria bungeana	I	ед	100.0				I	ед	100.0	IV	р, р-н	25.0
Valeriana wolgensis	I	ед	100.0	I	р	100.0	I	ед	100.0	IV	н	6.7
Viola epipsila	I	ед	100.0	—	—	—	—	—	—	I	ед	100.0
Aconitum septentrionale	—	—	—	I	н	50.0	I	н	20.0	V	н-с, с, г	35.3
Avenella flexuosa	—	—	—	I	р-н	33.3	III	н-с-с-г	37.5	II	с	25.0
Calamagrostis obtusata	—	—	—	I	ед	100.0	II	н	25.0	I	с	50.0
Cirsium heterophyllum	—	—	—	II	н	55.6	III	н, н-с	14.3	V	р-н, н	62.5
Crepis sibirica	—	—	—	—	—	—	I	р	25.0	IV	н, н-с	33.3
Melica nutans	—	—	—	—	—	—	III	н, н-с	16.7	III	р-н	11.1
Solidago virgaurea	—	—	—	II	н	13.3	V	р-н, н	32.1	IV	р-н, н	13.3
Stellaria holostea	—	—	—	I	р-н	16.7	II	ед	100.0	II	р-н, н	50.0
Thalictrum minus	—	—	—	—	—	—	II	р, р-н	22.2	IV	н, н-с	26.7

Примечание. 1 — класс встречаемости вида (I — 1—20 %, II — 21—40, III — 41—60, IV — 61—80, V — 81—100 %), 2 — максимальная степень господства, 3 — встречаемость в максимальной степенн господства, %. Степень господства оценена по шкале В. С. Ипатова (1964): г (господствующие виды) — относительное покрытие 66—100 %; с (согосподствующие) — 33—66, н (наполнители) — 5—33, р (редкие) — 1—5, ед (единичные) — менее 1 %; в тех случаях, когда относительное покрытие вида близко к границе классов и отнесение его к определенному классу затруднено, применены промежуточные оценки (с-г, н-с и т. п.). В таблице приведены виды, встречаемость которых хотя бы в одной группе сообществ превышает 20 %.

ТАБЛИЦА 5

Матрица сходства видового состава березовых и еловых лесов Троицко-Печорского р-на Республики Коми по критерию Стугрена-Радулеску

Сообщества	$Б_2$	$Б_3$	$Б_4$	$Е_1$	$Е_2$	$Е_3$
Первичные заболоченные березняки Печорской низменности ($Б_1$)	+ 0.289	+ 0.602	+ 0.449	+ 0.141	+ 0.415	+ 0.415
Вторичные березняки Печорской низменности ($Б_2$)		+ 0.300	+ 0.325	+ 0.058	+ 0.261	+ 0.305
Вторичные березняки долины р. Илыч ($Б_3$)			+ 0.140	+ 0.117	− 0.090	+ 0.097
Первичные долинные березняки р. Печора ($Б_4$)				+ 0.117	+ 0.04	− 0.155
Ельники Печорской низменности ($Е_1$)				—	− 0.006	+ 0.055
Ельники долины р. Илыч ($Е_2$)					—	− 0.040

заболоченным местообитаниям, в Республике Коми широко распространена и на суходолах. Эдификаторное значение березы повислой на Севере снижается, она более обычна в долинах рек.

Облик травяно-кустарничкового яруса исследованных нами березняков определяют виды еловых лесов. Ниценко (1969а) указывал, что виды свиты ели не были свойственны первичным березовым лесам, сформировавшимся в плейстоцене и вошли в состав флористического комплекса современных березняков в более поздний период, когда они сформировались как производная формация. Исследователь отмечал, что на северо-западе Европейской России эти виды образуют остаточные синузии, антагонистичные по отношению к березе. Наши данные (табл. 3) свидетельствуют о том, что в условиях таежной зоны Республики Коми виды-спутники ели хорошо ассимилированы флористическим комплексом березняков. Различна в разных регионах и ценотическая значимость отдельных видов еловой свиты. Березняки с доминированием в покрове *Vaccinium myrtillus*, наиболее типичные для Республики Коми, достаточно широко распространены по всей европейской части России

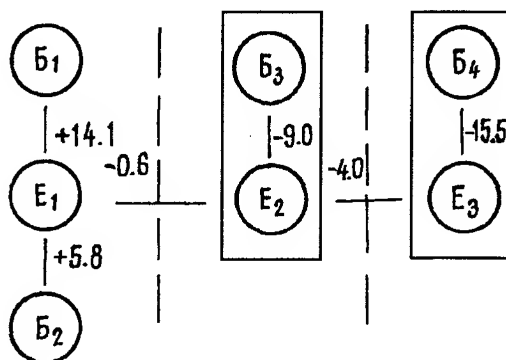


Рис. 2. Дендрит и корреляционные плеяды коэффициентов сходства видового состава Стугрена-Радулеску формаций березовых и еловых лесов различных ландшафтных зон.

$Б_1$ — первичные заболоченные березняки Печорской низменности, $Б_2$ — вторичные березняки Печорской низменности, $Б_3$ — вторичные березняки долины р. Илыч, $Б_4$ — первичные долинные березняки верховьев р. Печора, $Е_1$ — ельники Печорской низменности, $Е_2$ — ельники долины р. Илыч.

(Василевич, 1996) и в Белоруссии. В экотопах с более богатыми почвами в подзонах южной и средней тайги Республики Коми формируются березовые леса, в покрове которых преобладает *Gymnocarpium dryopteris*. Другой вид богатых ельников — кислица, в березняках северо-востока Европейской России крайне редко достигает значительных градаций обилия, хотя встречаемость ее значительна (табл. 3, 4). В западных регионах *Gymnocarpium dryopteris*, напротив, утрачивает свои позиции, уступая место *Oxalis acetosella*. В. И. Василевич (1996) указывает, что на северо-западе европейской части России мелкопапоротниковые березняки не описаны, а сообщества с кисличным покровом являются одними из наиболее распространенных.

При продвижении с запада Восточно-Европейской равнины на восток заметно меняется участие в сложении березовых лесов дубравных и подтаежных видов. Ниценко (1969а) высказывал предположение о том, что растения этих свит в березняках являются остаточными видами ельников сложных и дубрав. Он отмечал, что на европейском северо-западе России виды свиты дуба не угасают при длительном существовании березняков и на этом основании рассматривал их как одно из ядер потенциальной флоры березняков. В Республике Коми неморальные и подтаежные виды занимают подчиненное положение в березовых лесах. Мы связываем это с особенностями флорогенеза и современного климата территории. Косвенным подтверждением этого служат данные, полученные В. М. Шмидтом и А. А. Паутовым (1987), которые установили, что сгущения северных и восточных границ ареалов неморальных и неморально-бореальных видов на территории европейского Северо-востока в значительной мере совпадают с ходом изолиний, характеризующих продолжительность вегетационного периода, условия водного режима воздуха и почвы, состояние снежного покрова.

Заметную роль в формировании нижних ярусов березняков выполняют опушечно-полянные и луговые виды (табл. 2, 3). Такие представители этих свит, как *Fragaria vesca*, *Deschampsia cespitosa*, *Veronica chamaedrys*, оказались весьма характерны не только для Республики Коми, но и для всего европейского севера России (Ниценко, 1969а, 1972; Василевич, 1996, 1997), а также Белоруссии (Козловская, 1978). Из видов травянистых растений, типичных для северо-европейских березняков России, развивающихся во влажных местообитаниях, можно упомянуть *Filipendula ulmaria*, *Calamagrostis canescens*, *Equisetum sylvaticum*, *Geum rivale*, *Ranunculus repens*, *Viola epipsila*, *Crepis paludosa*, *Comarum palustre*. Однако *Carex cespitosa* и *C. globularis*, которые достигают заметного обилия в заболоченных березняках Республики Коми, на северо-западе Европейской России (Василевич, 1996) не входят в число ценотически значимых видов.

Таким образом, проведенный анализ выявил специфику флористического состава березовых лесов Республики Коми по сравнению с хвойными и показал их региональное своеобразие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Незаболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 11. С. 1—13.

Василевич В. И. Заболоченные березовые леса северо-запада Европейской России // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 19—29.

Ганц Г. В. Лесоводственное значение серой ольхи как азотсобирателя // Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова. 1940. № 58. С. 178—190.

Дегтева С. В. Мелколиственные леса среднего течения р. Илыч // Флора и растительность южной части бассейна реки Печора. Сыктывкар, 1992. С. 21—33. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 126).

Дегтева С. В. К проблеме изучения биологического разнообразия вторичных мелколиственных лесов среднетаежной подзоны Республики Коми // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 90—101. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 149).

Дегтева С. В. Флористический состав среднетаежных осинников Республики Коми. Сыктывкар, 1998. 28 с. (Науч. докл. Коми НЦ УрО РАН; Вып. 404).

Ермаков В. И. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л., 1986. 144 с.

Ипатов В. С. Об оценке данных проективного учета // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 3. С. 382—386.

Козловская Н. В. Флора Белоруссии, закономерности ее формирования, научные основы использования и охраны. Минск, 1978. 128 с.

Корчагин А. А. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника // Тр. Печоро-Илычск. гос. заповедника. 1940. Вып. 2. 416 с.

Лавренко А. Н., Улле З. Г., Сердитов Н. П. Флора Печоро-Илычского биосферного заповедника. СПб., 1995. 255 с.

Мартыненко В. А. Флористический состав хвойных лесов Коми АССР. Сыктывкар, 1990. 20 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 249).

Мартыненко В. А. Флора северной и средней подзон тайги европейского Северо-Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1996. 31 с.

Ниценко А. А. К истории формирования современных типов мелколиственных лесов северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1969а. Т. 54. № 1. С. 3—12.

Ниценко А. А. Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969б. Т. 54. № 7. С. 1002—1014.

Ниценко А. А. Типология мелколиственных лесов европейской части СССР. Л., 1972. 138 с.

Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. 1: Растительный мир. М.; Л., 1954. 377 с.

Пыстина Т. Н., Херманссон Я. Эпифитные лишайники на стволах *Populus tremula* L. в спелых осиновых лесах средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 109—119. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 149).

Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 406 с.

Ремезов Н. П., Быкова Н. Л. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в осинниках // Почвоведение. 1953. № 8. С. 28—41.

Состояние изученности природных ресурсов Республики Коми. Сыктывкар, 1997. 200 с.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1938. 574 с.

Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника // С. В. Дегтева, Г. В. Железнова, Д. И. Кудрявцева, Н. И. Непомилуева, Я. Херманссон, Т. П. Шубина. Екатеринбург, 1997. 385 с.

Флора северо-востока европейской части СССР как ботанико-географическая система / *В. А. Мартыненко, Г. В. Железнова, М. В. Гецен, З. Г. Улле, А. Н. Лавренко.* Сыктывкар, 1987. 24 с. (Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми филиал АН СССР; Вып. 166).

Шиханова Т. А. Флористический состав березовых и осиновых сообществ долин рек Сысола и Вычегда // Актуальные проблемы биологии. Тез. IV Молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 1996. С. 139.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

Шмидт В. М., Паутов А. А. Сгущение границ ареалов видов высших растений на северо-востоке европейской части СССР // Флора и растительные ресурсы европейской части СССР. Архангельск, 1987. С. 17—18.

Шубина Т. П., Железнова Г. В., Дегтева С. В., Кустышева А. А. Листостебельные мхи осиновых лесов подзоны средней тайги // Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 102—108. (Тр. Коми НЦ УрО РАН; № 149).

Эйзенрейх Х. Быстрорастущие древесные породы. М., 1959. 508 с.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар
E-mail: romanova@ib.ksc.komi.ru

Получено 21 V 1999

SUMMARY

The data on the species composition of birch forests in the middle and southern taiga subzones of the Komi Republic are summarised. In the birch forests, 346 species from 195 genera and 62 families were recorded. The species composition of the birch forests and flora is similar to that of the middle taiga subzone. The characteristic features of the birch forests are the increased ratio of nemoral and subnemoral species and the decreased number of multizonal species. The species, which are typical for the spruce forests are also found in the birch stands. A high diversity of the meadow species grow in the birch forests as well. Regional peculiarities of the birch forests species composition are shown.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581.4

© Т. Ю. Орлова, И. В. Стоник

ВИДЫ *PSEUDO-NITZSCHIA* (*BACILLARIOPHYTA*) ИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

T. Yu. ORLOVA, I. V. STONIK. THE SPECIES OF THE GENUS *PSEUDO-NITZSCHIA* (*BACILLARIOPHYTA*) FOUND IN THE FAR-EASTERN SEAS OF RUSSIA

Приводятся сведения о 3 видах рода *Pseudo-nitzschia* из дальневосточных морей России. Для каждого вида дано морфологическое описание по данным световой и электронной микроскопии, указываются местонахождение в дальневосточных морях и географическое распространение в Мировом океане.

Ключевые слова: *Pseudo-nitzschia*, дальневосточные моря России.

Род *Pseudo-nitzschia* H. Perag. in Perag. был описан в 1900 г. без указания типового материала. Он объединяет естественную группу видов, отличающуюся от представителей рода *Nitzschia* Hass. рядом признаков: наличием подвижных колоний, формирующихся за счет частично перекрывающихся концов клетки; слабо окремнелыми низкими уплощенными створками; эксцентричным положением шва, не возвышающегося над поверхностью створки; отсутствием конопеума и продольной исчерченностью поясковых ободков (Hasle, 1994). В настоящее время известно 20 видов и внутривидовых таксонов *Pseudo-nitzschia*, которые широко распространены в неритических и океанических водах всех биогеографических зон (Hasle, 1972; Hasle, Syvertsen, 1996; Hasle et al., 1996).

Виды рода *Pseudo-nitzschia* привлекают особое внимание исследователей как продуценты нейротоксичной домоиковой кислоты, которая, накапливаясь в тканях моллюсков-фильтраторов, вызывает вспышки пищевых отравлений (Subba Rao et al., 1988; Bates et al., 1989; Martin et al., 1990). Наибольшее число случаев токсичных «цветений», вызванных массовым развитием видов рода *Pseudo-nitzschia*, зарегистрировано в прибрежных водах Канады и США (Bates et al., 1989; Smith et al., 1990; Fritz et al., 1992).

Найденные в морях России виды рода *Pseudo-nitzschia* приводились в литературе под названиями *Nitzschia seriata* Cl. и *N. delicatissima* Cl. До недавнего времени они считались широко распространенными видами, нередко развивающимися в заметном количестве в летне-осенний период (Киселев, 1935, 1959; Гайл, 1950; Прошкина-Лавренко, 1955; Смирнова, 1959; Семина, 1981; Коновалова и др., 1989).

Исследования, проведенные нами с помощью световой (СМ) и электронной (ТЭМ, СЭМ) микроскопии, позволили дать расширенное морфологическое описание, уточнить и дополнить сведения о географическом распространении видов рода *Pseudo-nitzschia* в дальневосточных морях России.

Материал и методика

Материалом послужили батометрические и сетные сборы фитопланктона, выполненные в Японском, Охотском и Беринговом морях в разные сезоны в 1991—1998 гг. Материал фиксировали раствором Люголя и концентрировали методом осаждения

и/или обратной фильтрации с использованием ядерных фильтров с диаметром пор 2 мкм.

Материал исследовали с помощью светового микроскопа (СМ) Jenamed 2 с автоматической фотонасадкой Carl Zeiss (Jena), трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов (ТЭМ, JEM-100, СЭМ JEOL-200). Подготовку препаратов для электронной микроскопии проводили по методике, описанной нами ранее (Орлова, 1988). В работе использована стандартная терминология, принятая для диатомовых водорослей (Ross et al., 1979), с уточнениями и дополнениями, принятыми для рода *Pseudo-nitzschia* (Hasle et al., 1996). Сокращения фамилий авторов таксонов даны по Л. К. Красавиной и Н. Н. Цветковой (1983).

Описание морфологии панциря по данным электронной микроскопии (ТЭМ, СЭМ) сделано по образцам, собранным в заливе Петра Великого Японского моря.

Результаты и обсуждение

Исследования, проведенные с помощью СМ, ТЭМ и СЭМ, выявили присутствие в фитопланктоне 3 видов рода *Pseudo-nitzschia*: *P. pungens* (Grun. ex Cl.) Hasle, *P. multiseries* (Grun.) Hasle и *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle.

Pseudo-nitzschia pungens (Grun. ex Cleve) Hasle, 1993 : 319; Hasle, 1995 : 429—434, fig. 1, 6, 8, 10, 14—16; Hasle et al., 1996 : 138—140, fig. 3—6, 30—37; Hasle, Syvertsen, 1996 : 312—313, Pl. 69. — *Nitzschia pungens* Grun. ex Cleve, Cleve & Möller, 1882, N 307; Cleve, 1897 : 24, Pl. 2, fig. 23; Cupp, 1943 : 202, fig. 156; Hasle, 1965 : 12, Pl. 1, fig. 4, 5, Pl. 5, fig. 7—9; Takano, Kikuchi, 1985 : 18—19, fig. 3—8; Takano, 1990 : 328—329 (табл. I, *1*—*6*).

По данным СМ. Клетки 72—135 мкм выс., 2.4—4.5 мкм шир., соединяются короткими участками концов створок в длинные прямые подвижные колонии (табл. I, *1*). Створки линейно-ланцетные, симметричные относительно апикальной оси. Центральный узелок отсутствует. 2 крупных хлоропласта расположены близ центра створки.

По данным ТЭМ и СЭМ. Концы створок заостренные (табл. I, *2*). Фибулы совпадают с поперечными штрихами, 9—13 в 10 мкм. Структура штриха представлена 2 рядами крупных пороидов, 3—4 в 1 мкм (табл. I, *3*—*5*). Иногда отмечается промежуточный третий ряд, состоящий из 1—3 пороидов меньшего размера (табл. I, *5*, *6*).

Дальневосточные моря России. Японское, Охотское и Берингово моря, Амурский лиман, Южно-Курильский пролив, Малая Курильская гряда и о-в Итуруп с тихоокеанской стороны, Командорские о-ва.

Вне российских вод. У берегов Европы, США, Канада, на атлантическом побережье Южной Америки, у тихоокеанского побережья Японии в эстуариях заливов Офунато, Ацуми и Токио, у берегов Республики Корея, Австралии, Новой Зеландии.

Примечание. Размеры клеток (высота и ширина) *P. pungens* из залива Петра Великого меньше указанных в литературе (Hasle, Syvertsen, 1996). Кроме того, обнаруженные нами экземпляры отличаются меньшим числом фибул и поперечных штрихов, 9—13 в 10 мкм (см. таблицу). По морфологическим признакам вид очень близок к *P. seriata* (Cl.) H. Perag. (=*Nitzschia seriata*). В связи с этим идентификация этих видов в СМ была затруднена и существовала путаница в их определении. Следовательно, указание на их местонахождение, приведенное в литературных источниках, не всегда можно считать достоверным. При исследовании материалов из различных районов дальневосточных морей *N. seriata* нами не была обнаружена, что согласуется с данными других исследователей (Hasle, 1972, 1995; Takano, Kikuchi, 1985). Вероятно, большинство приводимых в литературе сведений о местонахождении *N. seriata* в водах исследуемой акватории относится не к этому виду, а к *P. pungens*, которая, по результатам наших исследований, широко распространена на всей акватории дальневосточных морей (см. рисунок). Согласно

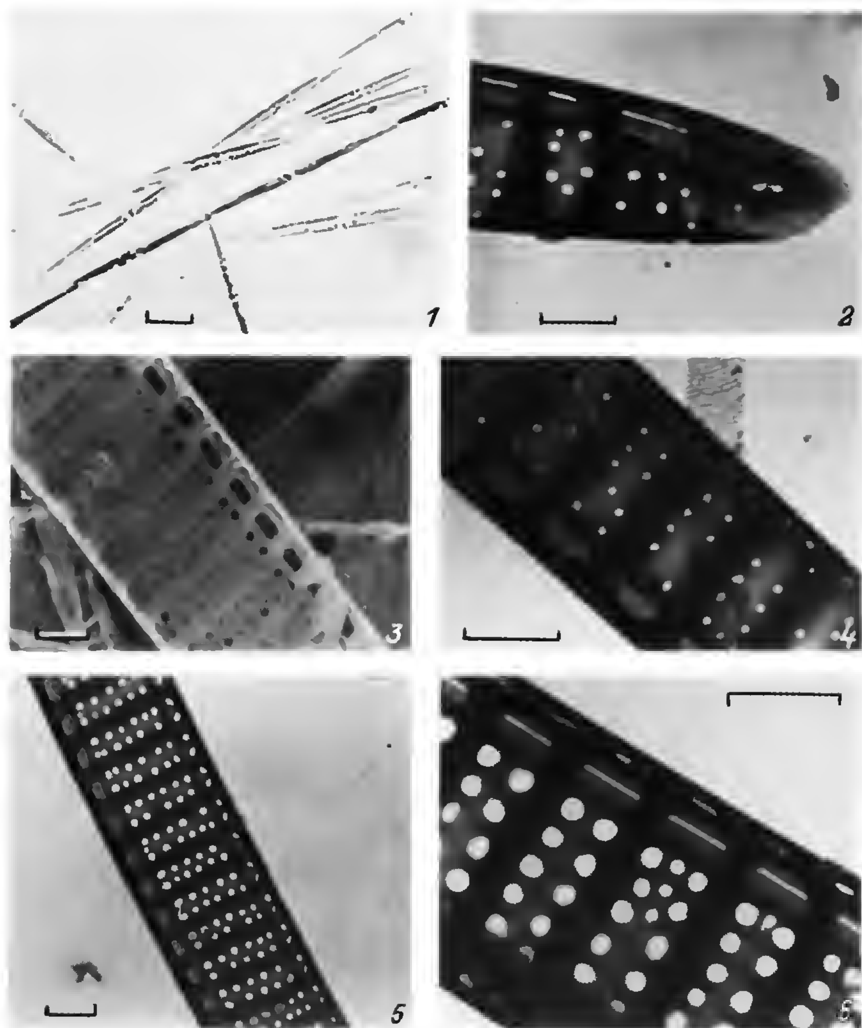


Таблица I. *Pseudo-nitzschia pungens.*

— цепочки клеток с хлоропластами: *2* — конец створки: *3—5* — фрагмент створки. ультраструктура штрихов и фибул: — фрагмент створки с штрихами, несущими промежуточный неполный ряд пороидов. *1* — СМ; *2, 4—6* — ТЭМ; *3* — СЭМ. Масштабная линейка: *1* — 10 мкм; *2—6* — 1 мкм.

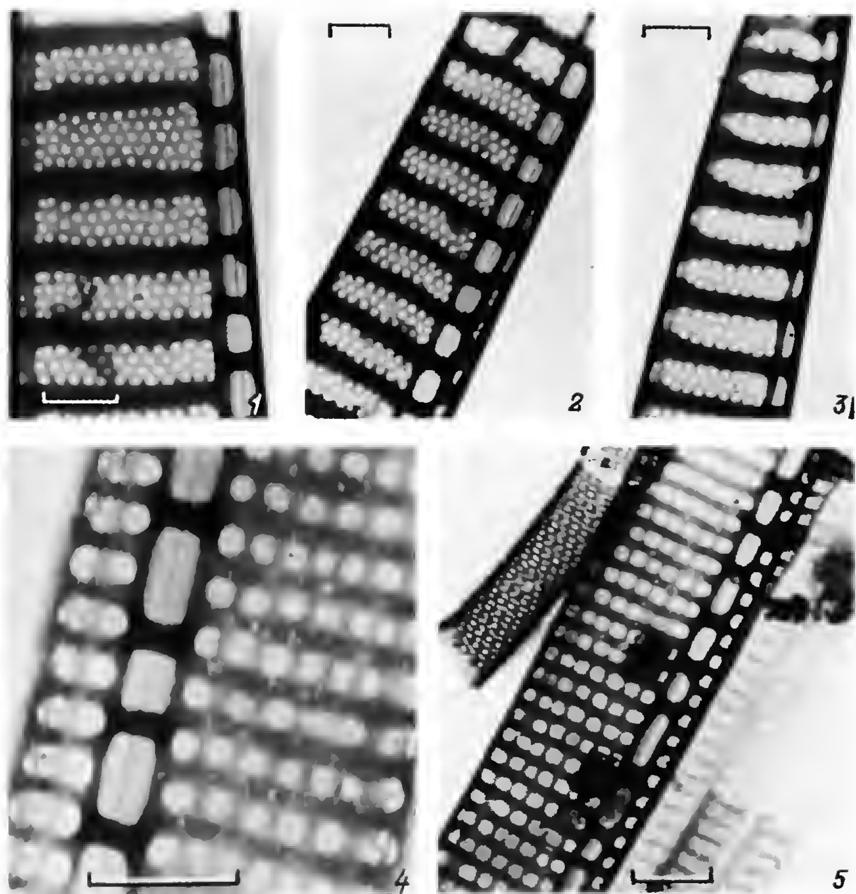


Таблица II. *Pseudo-nitzschia multiseries* и *P. pseudodelicatissima*.

1—3 — *Pseudo-nitzschia multiseries* — фрагмент створки, ультраструктура штрихов и фибул; *4, 5* — *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* — фрагмент створки, показывающий строение шва и ультраструктуру штрихов. *1—5* — ТЭМ. Масштабная линейка: *1—5* — 1 мкм.

Сравнительные данные по морфологии изученных видов *Pseudo-nitzschia*

Клетка		Число			Источник
высота, мкм	ширина, мкм	фибул в 10 мкм	штрихов в 10 мкм	пороидов в 1 мкм	
		Pseudo-nitzschia pungens			
74—142	2.9—4.5	9—15	9—15	3—4	Halse, Syvertsen, 1996
72—135	2.4—4.5	9—13	9—13	3—4	Собственные данные
		Pseudo-nitzschia multiseries			
68—140	3.4—5.0	10—15	10—15	4—6	Halse, 1995
83—135	3.2—5.3	9—13	9—13	4—6	Собственные данные
		Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima			
59—140	1.5—2.5	16—26	30—44	4—5	Halse, Syvertsen, 1996
63—108	1.5—2.5	14—16	28—30	4—5	Собственные данные

G. Hasle (1972), *P. pungens* (=*Nitzschia pungens*) имеет космополитический тип ареала. По нашим данным, северная граница распространения вида проходит в районе мыса Наварина в Беринговом море (62° с. ш.). Северная граница распространения вида в северной Атлантике проходит в районе 63° 25′ с. ш. (Hasle et al., 1996).

Pseudo-nitzschia multiseries (Hasle) Hasle, 1995 : 430—434, fig. 7, 9, 11—13, 17, 18; Hasle et al., 1996 : 140—142, figs 2, 7—9, 38—44; Hasle, Syvertsen, 1996 : 312—313. — *P. pungens* f. *multiseries* (Hasle) Hasle, 1993 : 319. — *Nitzschia pungens* f. *multiseries* Hasle, 1965 : 14, pl. 2, figs 1, 2, pl. 5, figs 10—12; Hasle, 1974 : 426; Takano, Kuroki, 1977 : 43, figs 2, 9—13; Subba Rao, Wohlgeschaffen, 1990; Fryxell et al., 1990 : 171; Takano, 1990 : 328—329 (табл. II, *4*, *5*).

По данным СМ. Клетки 83—135 мкм выс., 3.2—5.3 мкм шир., соединены короткими участками концов створок в длинные прямые подвижные цепочки. Створки линейно-ланцетные, симметричные, с острыми концами. Центральный узелок отсутствует. 2 крупных хлоропласта расположены близ центра створки.

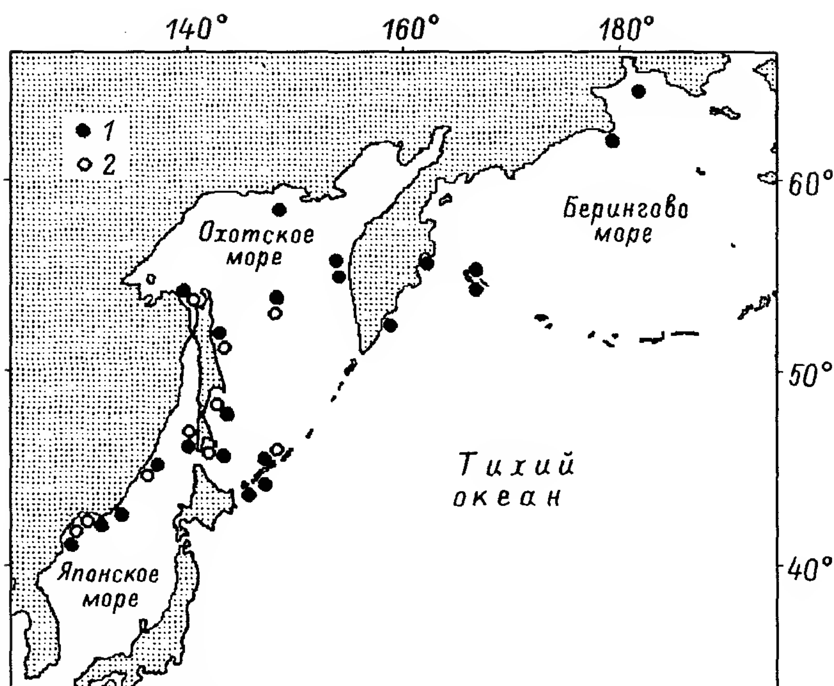
По данным ТЭМ. Фибулы совпадают с поперечными штрихами, 9—13 в 10 мкм. Структура штриха представлена 3—5 рядами мелких пороидов, 4—6 пороидов в 1 мкм (табл. II, *1*—*3*).

Дальневосточные моря России. Японское, Охотское и Берингово моря, Амурский лиман, Южно-Курильский пролив, Малая Курильская гряда и о-в Итуруп с тихоокеанской стороны, Командорские о-ва.

Вне российских вод. У берегов Европы, США, Канады, на атлантическом побережье Южной Америки, у тихоокеанского побережья Японии в эстуариях заливов Офунато, Ацуми и Токио, у берегов Республики Корея, Австралии.

Примечание. Ширина клеток *P. multiseries* из залива Петра Великого отличается от приводимой в оригинальном описании (Hasle, 1995) и варьирует от 3.2 до 5.3 мкм. У обнаруженных нами экземпляров отмечено меньшее по сравнению с приводимыми в литературе данными число фибул и штрихов — 9—13 в 10 мкм (см. таблицу).

P. multiseries обнаруживает значительное морфологическое сходство с *P. pungens*. Основное их различие заключается в строении штрихов, которое может быть установлено только при изучении видов с помощью ЭМ: у *P. pungens* 2 ряда пороидов, у *P. multiseries* — 3—5 (см. таблицу). Виды имеют сходное географическое распространение. В исследованном нами материале *P. multiseries* встречается вместе с *P. pungens* (см. рисунок), что согласуется с литературными данными, полученными



Распространение *Pseudo-nitzschia pungens/multiseries* (*1*) и *P. pseudodelicatissima* (*2*) в дальневосточных морях России.

из разных районов Мирового океана, в которых указывается на одновременное нахождение 2 видов при доминировании *P. pungens* (Takano, Kuroki, 1977; Rivera, 1985; Fryxell et al., 1990; Forbes, Denham, 1991; Horner, Postel, 1993; Hallegraeff, 1994; Lee, 1994; Hasle, 1995; Hasle et al., 1996). В отечественной литературе имеются указания на нахождение разновидности *Nitzschia pungens* var. *atlantica* Cl. в Черном море (Прошкина-Лавренко, 1955) и в районе южных Курильских о-вов (под названием *Nitzschia seriata* var. *atlantica* Cl.) (Кузьмина, 1962). Как отмечают Hasle с соавт. (Hasle et al., 1996), возможно, что *P. multiseries* и *N. pungens* var. *atlantica* являются синонимами, однако, поскольку типовой материал не найден, этот таксономический вопрос не может быть решен.

Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima (Hasle) Hasle, 1993 : 319; Hasle et al., 1996 : 149—150, figs 26—29, 76—81. — *Nitzschia pseudodelicatissima* Hasle in Hasle, Mendiola, 1967 : 115; Takano, Kuroki, 1977 : 44, figs 21—25; Hasle, Medlin, 1990 : 169, pl. 22.4, figs 1—16, pl. 22.6, fig. 1. — *N. delicatula* Hasle, 1965 : 37, pl. 17, figs 1—16 non *N. delicatula* Skv. (табл. II, *4*, *5*).

По данным СМ. Клетки 63—108 мкм выс., 1.5—2.5 мкм шир., соединены короткими участками концов створок в длинные нитевидные колонии. Суживающиеся части створок короткие. Створки линейные, симметричные, с острыми концами. Центральный узелок присутствует. 2 хлоропласта расположены близ центра створки.

По данным ТЭМ. Створки симметричные. Фибулы не совпадают с поперечными штрихами. Одной фибуле соответствуют примерно 2 штриха. Фибул 14—16, штрихов 28—30 в 10 мкм. Структура штриха представлена одним рядом крупных прямоугольных пороидов, 4—5 пороидов в 1 мкм. Пороиды замкнуты велумом, состоящим из 5—8 секторов, расходящихся от центрального (иногда неперфорированного) участка кремнезема (табл. II, *4*, *5*).

Дальневосточные моря России. Северная часть Японского моря, прибрежные воды о-ва Сахалин: Сахалинский залив, заливы Терпения и Анива, центральная часть Охотского моря, охотоморское побережье о-ва Итуруп.

Вне российских вод. У берегов Северной Европы, Испании, на атлантическом побережье Канады, у берегов США, Аргентины.

Примечание. Обнаруженные нами экземпляры *P. pseudodelicatissima* имели меньшее число фибул и поперечных штрихов в 10 мкм по сравнению с описанными ранее образцами (Hasle, Syvertsen, 1996) (см. таблицу). По морфологии вид очень близок к *P. delicatissima* (Cl.) Heid. Основное различие на уровне ЭМ состоит в строении штрихов: у *P. pseudodelicatissima* штрих с одним рядом поройдов, у *P. delicatissima* — с двумя рядами. При исследовании материалов из различных районов дальневосточных морей вид *P. delicatissima* нами не найден. Вероятно, большинство литературных данных о местонахождении этого вида относится к *P. pseudodelicatissima*.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований «Ведущие научные школы России» (проект № 96-15-97957).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гайл Г. И. Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 3—177.

Киселев И. А. Состав и периодичность фитопланктона бухты Патрокл Японского моря // Исследование морей СССР. 1935. Вып. 22. С. 82—118.

Киселев И. А. Состав фитопланктона морских вод южного Сахалина и южных Курильских островов // Исследование морей СССР. 1959. Вып. 7. С. 162—172.

Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. Атлас фитопланктона Японского моря. М., 1989. 160 с.

Красавина Л. К., Цветкова Н. Н. 1983. Водоросли: Указатель к «Библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970». Л., 1983. 460 с.

Кузьмина А. И. Фитопланктон курильских проливов как показатель различных водных масс // Исследование дальневосточных морей СССР. 1962. Вып. 8. С. 6—90.

Орлова Т. Ю. К вопросу о формировании апертуры у представителей рода *Chaetoceros* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 988—990.

Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л., 1955. 222 с.

Семина Г. И. Качественный состав фитопланктона западной части Берингова моря и прилежащей части Тихого океана. Ч. 2: Диатомовые водоросли // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 6—32.

Смирнова Л. И. Фитопланктон Охотского моря и Прикурильского района // Тр. Ин-та океанологии. 1959. Т. 30. С. 3—51.

Bates S. S., Bird C. J., do Feitas A. S. W. et al. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as primary source of domoic acid, a toxin in schellfish from eastern Prince Edward Island, Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. N 7. P. 1203—1215.

Cleve P. T., Möller J. D. Diatoms. Pt 6. Nos. 277—324. Upsala, 1882. 6 p.

Cleve P. T. A treatise on the phytoplankton of the Atlantic and its tributaries. Upsala, 1897. 28 p.

Cupp E. E. Marine plankton diatoms of the west coast of North America // Bull. of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California. 1943. Vol. 5. P. 1—238.

Forbes J. R., Denham K. L. Distribution of *Nitzschia pungens* in coastal waters of British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 960—967.

Fritz L. et al. An outbreak of domoic acid poisoning attributed to the pennate diatom *Pseudonitzschia australis* // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 439—442.

Fryxell G. A., Reap M. E., Valencic D. L. *Nitzschia pungens* Grunow f. *multiseries* Hasle: observations of a known neurotoxic diatom // Nova Hedwigia. Beih. 1990. H. 100. S. 171—188.

Hallegraeff G. M. Species of the diatom genus *Pseudo-nitzschia* in Australian waters // Bot. Mar. 1994. Vol. 37. P. 397—411.

Hasle G. R. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group *Pseudo-nitzschia* Skr. utgitt av Det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. I. Matem.-Natur. Kl. Ny Serie. 1965. Vol. 18. P. 1—45.

Hasle G. R. The distribution of *Nitzschia seriata* Cleve and allied species // Nova Hedwigia. Beih. 1972. H. 39. S. 171—190.

Hasle G. R. Validation of the names of some marine planktonic species of *Nitzschia* (*Bacillariophyceae*) // Taxon. 1974. Vol. 23. P. 425—428.

Hasle G. R. Nomenclatural notes on marine planktonic diatoms. The family *Bacillariaceae* // Nova Hedwigia. Beih. 1993. H. 106. S. 315—321.

Hasle G. R. Pseudo-nitzschia as a genus distinct from *Nitzschia* (*Bacillariophyceae*) // J. Phycol. 1994. Vol. 30. P. 1036—1039.

Hasle G. R. Pseudo-nitzschia pungens and *P. multiseries* (*Bacillariophyceae*): nomenclatural history, morphology, and distribution // J. Phycol. 1995. Vol. 31. P. 428—435.

Hasle G. R., Lange C. B., Syvertsen E. E. A review of *Pseudo-nitzschia*, with special reference to the Skagerrak, North Atlantic, and adjacent waters // Helgol. Meeresunters. 1996. Vol. 50. P. 131—175.

Hasle G. R., Medlin L. K. Family *Bacillariaceae*: The Genus *Nitzschia* section *Pseudo-nitzschia* // Polar Diatoms / Ed. by L. K. Medlin et al. British Antarctic Survey, Cambridge, 1990. P. 169—176.

Hasle G. R., Mendiola B. R. E. The fine structure of some *Thalassionema* and *Thalassiothrix* species // Phycologia. 1967. Vol. 6. P. 107—125.

Hasle G. G., Syvertsen E. E. Marine Diatoms // Identifying Marina Diatoms and Dinoflagellates / Ed. by C. R. Tomas. 1996. P. 5—385.

Horner R. A., Postel J. R. Toxic diatoms in western Washington waters (U. S. west coast) // Hydrobiologia. 1993. N 269—270. P. 197—205.

Lee J. H. Neurotoxin-producing diatom, *Pseudo-nitzschia pungens* Grunow f. *multiseries* (Hasle) Hasle off the coastal waters of southern Korea. I. Morphological features // Kor. J. Phycol. 1994. Vol. 9. P. 125—134.

Martin J. L., Haya K., Burridge L. E., Wildish D. J. Nitzschia pseudodelicatissima — a source of domoic acid in the Bay of Fundy, eastern Canada // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1990. Vol. 67. N 2. P. 177—182.

Rivera P. Las especies del genero *Nitzschia* Hassall, seccion *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyceae*), en las aguas marinas // Gayana Bot. 1985. Vol. 42. P. 9—38.

Ross R., Cox E. J., Karajeva N. I. et al. An emended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Nova Hedwigia. Beih. 1979. H. 64. S. 513—533.

Smith J. C., Cormier R., Worms J. et al. Toxic blooms of the domoic acid containing diatom *Nitzschia pungens* in the Cardigan River, Prince Edward Island, in 1988 // Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Graneli et al. Elsevier, N. Y., 1990. P. 227—232.

Subba Rao D. V., Quilliam M. A., Pocklington R. Domoic acid — a neurotoxic amino acid produced by the marine diatom *Nitzschia pungens* in culture // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. N 12. P. 2076—2079.

Subba Rao D. V., Wohlgeschaffen G. Morphological variants of *Nitzschia pungens* Grunow f. *multiseries* Hasle // Bot. Mar. 1990. Vol. 33. N 6. P. 545—550.

Takano H., Kikuchi K. Anomalous cells of *Nitzschia pungens* Grunow found in eutrophic marine waters // Diatom. 1985. Vol. 1. P. 18—20.

Takano H., Kuroki K. Some diatoms in the section *Pseudo-nitzschia* found in coastal waters of Japan // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1977. Vol. 91. P. 41—51.

Takano H. Diatoms // Red tide organisms in Japan. An illustrated taxonomic guide / Ed. by Y. Fukuyo et al. Tokyo, 1990. P. 162—331.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток

Получено 1 X 1999

SUMMARY

The morphology of the three species of the genus *Pseudo-nitzschia* found in the Far Eastern seas of Russia is described using light and electron microscopes. Data on the occurrence in the Far Eastern seas and geographic distribution in the World Ocean are presented for each species.

УДК 582.26.(571.65)

 В. Г. Харитонов

ПРЕДСТАВИТЕЛИ СЕМЕЙСТВА *ACHNANTHACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*) В ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ БЕРИНГИИ

V. G. KHARITONOV. REPRESENTATIVES OF THE *ACHNANTHACEAE* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE FRESHWATER RESERVOIRS OF BERINGIA

Приведен аннотированный список видовых и внутривидовых таксонов (90) сем. *Achnanthaceae*, выявленных в пресных водоемах Берингии.

Ключевые слова: *Achnanthaceae*, Берингия, видовой состав.

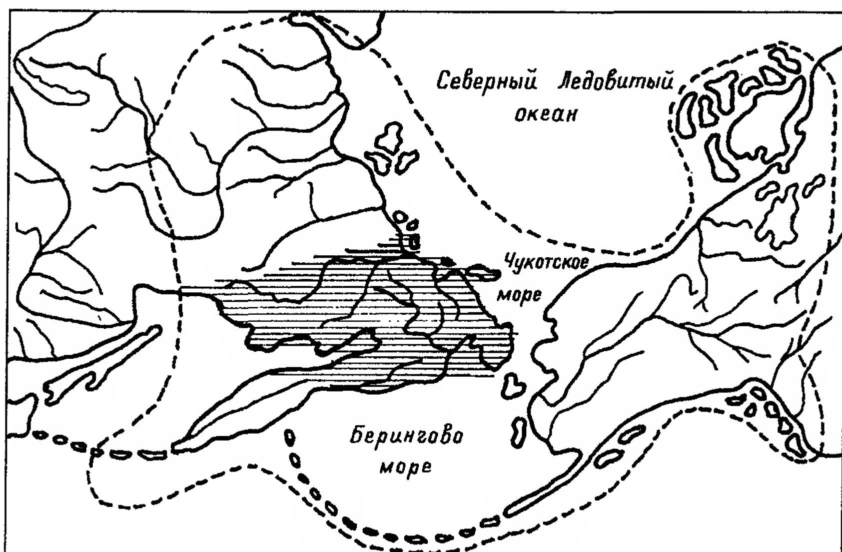
Цель данного исследования — подведение итогов флористических работ, посвященных диатомовым водорослям Берингии. Основные задачи данного исследования: сведение в единый каталог обнаруженных таксонов, проведение ревизии видов, организация электронной базы данных.

Берингия в данной работе рассматривается в границах Мегаберингии в концепции Юрцева (1976), Берингида (Шер, 1976; Харитонов, 1986) как север Мегаберингии.

Основой для составления списка послужили оригинальные материалы, собранные в 1971—1998 гг. на территории Крайнего северо-востока Азии (см. рисунок), и литературные данные (Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Харитонов, 1989, 1991, 1993; Егорова и др., 1991; Васильева, Пшенникова, 1996, и др.).

В работе принята система диатомовых водорослей, приведенная в монографии «Диатомовые водоросли...» (1988). При идентификации видов использовались отечественные (Диатомовый..., 1949—1950; Забелина и др., 1951; Моисеева, 1971; Черемисинова, 1973; Левадная, 1986) и зарубежные (Schmidt, 1874—1959; Cleve-Euler, 1953; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989, и др.) систематические и флористические сводки.

При эколого-географической характеристике видов учитывались сведения, приведенные помимо указанных в ряде других работ (Vanlandingham, 1967—1975; Водоросли..., 1971, 1983; Foged, 1972, 1977, 1989; Гецен, Стенина, 1978; Давыдова,



Границы Мегаберингии (по: Б. А. Юрцев, 1976) (показаны пунктиром).
Штриховкой обозначена изученная автором территория.

1985; Hartley, 1986; Кухаренко, 1989; Баринова, Медведева, 1996, и др.). При таксономической ревизии мы руководствовались концепцией H. Lange-Bertalot (Lange-Bertalot, Krammer, 1989). Общий список представителей сем. *Achnanthaceae*, обнаруженных в пресных водоемах Берингии, в настоящее время включает 90 видов, разновидностей и форм диатомовых водорослей и сократился на 38 таксонов видового и подвидового ранга.

Список видов сем. *Achnanthaceae*, обнаруженных в пресных водоемах Берингии (в скобках приведены синонимы)

Принятые обозначения: Og — олигогалоб, Gb — галофоб, In — индифферент, Gl — галофил, Mg — мезогалоб, Pg — полигалоб, Ab — алкалибионт, Al — алкалифил, Az — ацидофил, Ks — ксеносапробионт, Os — олигосапробионт, β-Ms — бета-мезосапробионт, A — арктический, B — бореальный, K — космополит.

Achnanthes altaica (Poretzky) A. Cl.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Amphora altaica* Poretzky, *Achnanthes recurvata* Hust.).
Og (In), Os, B. Чукотка, Аляска, Канада.

A. atacamae Hust.; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Gl, B. Якутия, р. Колыма.

A. baicalensis Skv. et Meyer; Vanlandingham, 1967. (*Achnanthes calcar* f. *baicalensis* (Skv.) Sheshukova).
Gb, Ks, A. Бас. р. Анадырь (оз. Эльгыгытгын).

A. bergiani A. Cl.; Cleve-Euler, 1953.
Og, Os, In (pH), B. Бас. р. Колымы.

A. bioreti Germain; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), B. Американский сектор Берингии (Аляска).

A. borealis A. Cl.; Шешукова, 1951; Foged, 1981.
Og (In), Os, In (pH), A. Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

A. calcar (Cl.) Cl.; Шешукова, 1951; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Eucocconeis calcar* Cl., *Cocconeis calcar* (Cl.) A. Cl.).
Og (In), Os, In (pH), A. Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. clevei Grun. var. *clevei*; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), Os, Al, K. Чукотка, Аляска, Канада.

A. clevei var. *bottnica* Cl.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes bottnica* (Cl.) Cl.).
Og (Gl), Os, In (pH), B. Гипоарктические водоемы Якутии, р. Колыма.

A. clevei var. *rostrata* Hust.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og(In), Os, Al, B (?K). Чукотка, Аляска.

A. conspicua A. Mayer; Шешукова, 1951; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*?Achnanthes conspicua* var. *brevistriata* Hust.).
Og (In), Os, Al, K. Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

A. conspicuoides Foged, 1981.
Og (In), Os. Американский сектор Берингии (Аляска).

A. coarctata (Bréb.) Grun.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthidium coarctatum* Bréb.).
Og (In), Os, In (pH), K (иногда характеризуется как арктоальпийский ксеносапробионт). Водоемы Охотии.

A. daui Foged, 1962; Foged, 1981.
Og (In), Al, Os, A. Чукотка (бас. р. Амгуэма), Аляска.

A. delicatula (Kütz.) Grun. subsp. *delicatula*; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthidium delicatulum* Kütz., *Achnanthes hauckiana* var. *elliptica* Schulz.).
Gl (?Mg), β-Ms, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Аляска.

A. delicatula subsp. *hauckiana* Lange-Bert. et Rup.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes hauckiana* Grun., *Achnanthes hauckiana* f. *lancettula* Hust., *Achnanthes fonticola* Hust.).
Gl, Os, Al, B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

A. depressa (Cl.) Hust.; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Navicula depressa* Cl.).
Gb, Os, Az, A. Якутия, бас. р. Колымы, Аляска.

A. devilensis Foged, 1981.
Og (In), Os. Американский сектор Берингии (Аляска).

A. didyma Hust.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), Os, Az, A. Бас. р. Колымы.

A. dispar Cl. var. *dispar*; Шешукова, 1951; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes dispar* var. *angulata* Hust.).
Gl, Os, Al, B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

A. dispar var. *angustissima* (Jasnitsky) Sheshukova; Шешукова, 1951. (*Achnanthes angustissima* Jasnitsky).
Og (In), Os, B. Бас. р. Анадырь (оз. Эльгыгытгын).

A. dispar var. *capitata* Jasnitsky; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975.
Og (In), Os, In (pH), B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

A. elliptica var. *pungens* f. *ikpikpukensis* Foged, 1968; Foged, 1981. Систематическое положение данной формы требует уточнений, так как *Achnanthes elliptica* var. *pungens* A. Cl. сведен в синонимы *Achnanthes oestrupii* var. *pungens* (A. Cl.) Lange-Bert.
Og (In). Американский сектор Берингии (Аляска).

A. elliptico-lanceolata (Schaar.) R. Ross. (*Achnanthes haynaldii* var. *elliptico-lanceolata* Schaar.; *?Achnanthes lanceolata* var. *ventricosa* Hust.; *?Achnanthes lanceolata* f. *ventricosa* (Hust.) Hust.; *Achnanthes lanceolata* var. *subinflata* Ostr.; *Achnanthes subinflata* (Ostr.) A. Cl.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, Чукотка, Аляска.

A. exigua Grun. var. *exigua*; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Stauroneis exilis* Kütz.; *?Achnanthes exigua* var. *constricta* (Torka) Hust.; *?Achnanthes exigua* var. *heterovalvata* Krasske.).
Og (In), β-Ms, Al, K. Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

A. exigua var. *baicalensis* Skv.; Шешукова, 1951.
Og, Os. Горные водоемы бас. р. Колымы.

A. exilis Kütz.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), Os, Al, K. Азиатский сектор Берингии (Чукотка).

A. flexella (Kütz.) Brun var. *flexella*; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Cymbella flexella* Kütz.: *Cocconeis flexella* (Kütz.) Cl.; *Eucocconeis flexella* (Kütz.) Hust.; *Achnanthes minuta* (Cl.) A. Cl.).

Gb, Ks, Az, K (иногда характеризуется как A). Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. flexella var. *alpestris* Brun; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Gb, Ks, Az, K (иногда характеризуется как A). Чукотка, Аляска.

A. flexella var. *arctica* (Lagerst.) A. Cl.; Foged, 1981. (*Cocconeis flexella* var. *elliptica* Krasske.).
Gb, Ks, Az, A? Американский сектор Берингии (Аляска).

A. fragilarioides Petersen; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), Os, In (pH), A. Бас. р. Колымы, Аляска.

A. gracillima Hust.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), Os, In (pH), A. Якутия, Чукотка, Аляска.

A. hankensis Skv.; Шешукова, 1951.
Og (In), Os, In (pH), B. Чукотка (бас. р. Амгуэма).

A. hardingensis Foged, 1981.
Og (In), Os, In (pH). Американский сектор Берингии (Аляска).

A. hastata Skv. et Meyer; Шешукова, 1951.
Og (In), Os. Чукотка (бас. р. Анадырь).

A. heideni Schulz; Vanlandingham, 1967. (*Achnanthes jentzschii* (Grun.) Schulz).
Og (In), Os, In (pH), B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

A. holstii Cl.; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes* (*montana* var.?) *norvegica* Hust.).
Og (In), Os, In (pH), A. Бас. р. Колымы, Аляска.

A. hungarica (Grun.) Grun.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthidium hungaricum* Grun.; *Achnanthes pseudohungarica* Cholnoky-Pfannkuche).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Аляска.

A. inflata (Kütz.) Grun.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Stauroneis inflata* Kütz.).
Og, Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

A. joursacense Herib.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes lanceolata* var. *elliptica* Cl.; *Achnanthes elliptica* var. *elongata* A. Cl.; *Achnanthes lanceolata* var. *omissa* Reimer).
Og (In), Os, B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. koshovii Jasnitsky; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975.
Og (In), Os. Якутия.

A. krasskei Kobayasi et Sawatari; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Cocconeis hustedtii* Krasske; *Achnanthes hustedtii* (Krasske) Reimer).
Og, Al, Os, K. На территории Берингии вид не отмечен, но интересен тем, что он найден в р. Енисей и водоемах Канады.

A. kriegeri Krasske; Cleve-Euler, 1953; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og, A? Бас. р. Анадырь (отложения оз. Эльгыгытгын).

A. kryophila Petersen; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Gb, Os, In (pH), A. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

A. laevis Ostr. var. *laevis*; Cleve-Euler, 1953; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og, B. Бас. р. Анадырь (отложения оз. Эльгыгытгын).

A. laevis var. *fennica* (R. Ross) Kharitonov comb. nov. (*Achnanthes lapponica* var. *fennica* A. Cl.; *Achnanthes quadratarea* var. *fennica* (A. Cl.) R. Ross).
Og, B. Американский сектор Берингии (Канада).

A. laevis var. *quadratarea* (Ostr.) Lange-Bertalot, 1989. (*Cocconeis quadratarea* Ostr.; *Eucocconeis lapponica* Hust.; *Achnanthes lapponica* Hust.; *Achnanthes quadratarea* (Ostr.) Max Möller).
Gb, Os, In (pH), B (иногда характеризуется как арктоальпийский Az). Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. lanceolata (Bréb.) Grun. var. *lanceolata*; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthidium lanceolatum* Bréb.; *?Achnanthes lanceolata* var. *ventricosa* Hust.; *Achnanthes lanceolata* var. *bimaculata* Hust.; *Achnanthes lanceolata* var. *elegans* A. Cl.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. lanceolata var. *baicalensis* (Skv.) Frenguelli. (*Achnanthes lanceolata* var. *elliptica* f. *baicalensis* Skv.).
Og, Os, B. Якутия.

A. lanceolata var. *dubia* Grun.; Patrick, Reimer, 1966; Левадная, 1986; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes lanceolata* var. *reichardtii* Lange-Bertalot). Согласно В. С. Шешуковой (1951), S. L. Vanlandingham (1971), N. Foged (1981), B. Hartley (1986), данный таксон — синоним *Achnanthes lanceolata* var. *rostrata* (Ostr.) Hust.
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. lanceolata var. *haynaldii* (Schaar.) Cl.; Patrick, Reimer, 1966; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes haynaldii* Schaar.; *Achnanthes lanceolata* var. *capitata* O. Müll.; *Achnanthes lanceolata* f. *capitata* (O. Müll.) Hust.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

A. lanceolata var. *minuta* (Skv.) Sheshukova; Шешукова, 1951. (*Achnanthes oestrupii* var. *minuta* Skv.).
Og (In), Os, In (pH), A. Бас. р. Колымы, Чукотка.

A. lanceolata var. *rostrata* (Ostr.) Hust.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes rostrata* Ostr.; *?Achnanthes piafica* Carter).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, Чукотка, Аляска, Канада.

A. larsenii Foged, 1968; Foged, 1981. По мнению R. G. Kreis и E. F. Stoermer (1979), данное название является синонимом *Achnanthes dispar* Cl.
Og (In), In (pH). Американский сектор Берингии (Аляска).

A. laterostrata Hust. f. *laterostrata*; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Og (In), Os, In (pH), B (иногда характеризуется как A). Якутия, Чукотка, Аляска.

A. laterostrata f. *krasske* Foged, 1952; Foged, 1981.
Og (In), Os, In (pH), A? Американский сектор Берингии (Аляска).

A. longiceps Ag.; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Mg (возможно, Pg), K. Американский сектор Берингии (Аляска).

A. marginulata Grun.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Gb, Os, Az, B. Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. minutissima Kütz. var. *minutissima*; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Patrick, Reimer, 1966; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthidium microcephalum* Kütz.; *Achnanthidium lineare* W. Sm.; *Achnanthes microcephala*

(Kütz.) Grun.; *Achnanthes linearis* (W. Sm.) Grun.; *?Achnanthes minutissima* var. *cryptocephala* Grun.).

Og (In), β-Ms, Al, K. Якутия, Чукотка, Аляска, Канада.

A. minutissima var. *affinis* (Grun.) Lange-Bertalot; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes affinis* Grun.).

Og (In), β-Ms, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. minutissima var. *jackii* (Rabenh.) Lange-Bertalot; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthidium jackii* Rabenh.; *Achnanthes linearis* var. *jackii* (Rabenh.) Grun.; *?Achnanthes minutissima* var. *robusta* Hust.).

Og, B? Бас. р. Анадырь (оз. Эльгыгытгын).

A. montana Krasske; Cleve-Euler, 1953; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.

Og, Os, In (pH), B. Бас. р. Колымы.

A. nodosa A. Cl.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.

Gb, Os, Az, A. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. obliqua (Greg.) Hust. f. *obliqua*; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981; Hartley, 1986; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Stauroneis obliqua* Greg.; *Navicula obliqua* (Greg.) Cl.; *Eucocconeis onegensis* Wisl. et Kolbe; *Achnanthes onegensis* (Wisl. et Kolbe) Jouse).

Og (In), Os, In (pH), A. Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. obliqua f. *major*; Foged, 1981. H. Lange-Bertalot (1989) сомневался в самостоятельности данной формы.

Og (In), In (pH). Американский сектор Берингии (Аляска).

A. oblongella Ostr.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes saxonica* Krasske).

Og (In), In (pH), K. Американский сектор Берингии (Аляска, Канада).

A. oestrupii (A. Cl.) Hust. var. *oestrupii*; Шешукова, 1951; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes lanceolata* var. *oestrupii* A. Cl.).

Og (In), Os, In (pH), B (иногда характеризуется как A). Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

A. oestrupii var. *pungens* (A. Cl.) Lange-Bertalot; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes elliptica* var. *pungens* A. Cl.; *Achnanthes oestrupii* var. *lanceolata* Hust.).

Og (In), In (pH), B. Американский сектор Берингии (Аляска).

A. peragalli Brun et Herib.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*?Achnanthes peragalli* var. *parvula* (Patrick) Reimer).

Og (In), Os, In (pH), B. Чукотка, Аляска, Канада.

A. pinnata Hust.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*?Achnanthes conspicua* A. Mayer).

Og (In), Os, Al, K (иногда характеризуется как A). Бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

A. pseudoswazi Garter; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes exigua* var. *capitata* Hust.; *?Achnanthes swazi* Cholnoky).

Og (In), Os, Al, K. Азиатский сектор Берингии (бас. р. Колымы).

A. pusilla (Grun.) D. T.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes linearis* var. *pusilla* Grun.).

Og (In), Os, In (pH), B. Бас. р. Колымы, Чукотка, Канада.

A. rossii Hust.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.

Og, B? Азиатский сектор Берингии, бас. р. Анадырь (оз. Эльгыгытгын).

A. rosenstockii Lange-Bert.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Achnanthes biasolettiana* (Kütz.) Grun.; *Achnanthes didyma* f. *gibbosa* Carter).
Og (In), Os, In (pH), B. Азиатский сектор Берингии (Якутия, бас. р. Колымы).

A. stauroneiformis Skabitschevsky; Шешукова, 1951.
Og (In), Os, In (pH). Азиатский сектор Берингии (бас. р. Амгуэма).

A. stewartii Patrick; Patrick, Reimer, 1966; Левадная, 1986.
Og, In (pH), B. На территории Берингии вид не отмечен, но обнаружен как в западных (р. Енисей), так и восточных (Канада) прибрингийских регионах.

A. suchlandii Hust.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*?Achnanthes lewisiana* Patrick; *Cocconeis utermoehlii* Hust.; *Navicula fluviatilis* Hust.; *Achnanthes suchlandii* var. *robusta* Hust.; *?Achnanthes elegans* Kobayasi).
Og (In), Os, In (pH), B. Бас. р. Колымы, Аляска.

A. taeniata Grun.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Комаренко, Васильева, 1975; Lange-Bertalot, Krammer, 1989.
Mg (эвригалинный вид), B. Азиатский сектор Берингии (устье р. Колымы).

A. trinodis (W. Sm.) Grun.; Lange-Bertalot, Krammer, 1989. (*Navicula trinodis* W. Sm.).
Og, Os, In (pH), A. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

Cocconeis diminuta Pant.; Foged, 1981. (*Cocconeis disculus* var. *diminuta* (Pant.) Sheshukova; *Cocconeis disculus* var. *diminuta* (Pant.) A. Cl.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

C. disculus (Schum.) Cl.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975. (*Navicula disculus* Schum.).
Og (In), Os, Al, B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

C. pediculus Ehr.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981.
Og (In), β-Ms, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

C. placentula Ehr. var. *placentula*; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981.
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Grun.; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981. (*Cocconeis euglypta* Ehr.; *Cocconeis placentula* var. *lineata* f. *trilineata* (Perag. et Herib.) A. Cl.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

C. placentula var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl.; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975. (*Cocconeis intermedia* Herib. et Perag.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка.

C. placentula var. *klinoraphis* Geitler; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981.
Og (In), Os, Al, K. Бас. р. Колымы, Аляска.

C. placentula var. *lineata* (Ehr.) V. H.; Шешукова, 1951; Patrick, Reimer, 1966; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981. (*Cocconeis lineata* Ehr.).
Og (In), Os, Al, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска, Канада.

C. placentula var. *rouxii* (Herib. et Brun) Cl.; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981. (*Cocconeis rouxii* Herib. et Brun).
Og (In), Os, Al, B. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

C. scutellum Ehr.; Шешукова, 1951; Комаренко, Васильева, 1975; Foged, 1981.
Mg, K. Якутия, бас. р. Колымы, Чукотка, Аляска.

C. skvortzowii (Skv.) Sheshukova; Шешукова, 1951. (*Cocconeis placentula* var. *baicalensis* Skv.).

Og, В. Якутия, бас. р. Колымы.

C. thumensys A. Mayer; Шешукова, 1951; Cleve-Euler, 1953; Foged, 1981.

Gb, Os, Al (возможно, Ab), В. Чукотка, Аляска.

Большинство выявленных для Берингии диатомовых сем. *Achnanthaceae* широко распространены в пресных водоемах земного шара: почти 30 % — по всему миру, около 40 % характеризуются как бореальные виды и лишь 20 % тяготеют к зонам Арктики и Субарктики (распространение остальных неизвестно). При этом 40—45 % обнаруженных таксонов можно считать обычными для данного региона. Они отличаются высокой степенью встречаемости и обильным количественным развитием. Почти столько же форм (до 50 %) достаточно редки в водоемах Берингии. Ряд видов обнаружен лишь в нескольких пробах и представлен единичными экземплярами. Это *Achnanthes atacamae*, *A. bergiani*, *A. delicatula*, *A. conspicuoides*, *A. devilensis*, *A. didyma*, *A. hankensis*, *A. hardingensis*, *A. hastata*, *A. koshovii*, *A. kriegeri*, *A. larsenii*, *A. longiceps*, *A. montana*, *A. oblongella*, *A. rossii*, *A. stauroneiformis*, *A. suchlandii* и др.

В пределах Берингии в любом регионе можно обнаружить от 40 до 50 % таксонов вышеприведенного списка. Больше всего общих видов (до 40 %) отмечается между *Achnanthaceae* Чукотки и Аляски. Довольно высокая общность (до 34 %) состава этой группы наблюдается между бассейном Колымы и территорией Якутии. Якутия и Аляска имеют 22 % общих видов, бассейн р. Колымы и Аляска — 33 %.

В экологическом отношении *Achnanthaceae* Берингии представляют довольно однообразную группу водорослей. Как правило, это обитатели чистых, прозрачных, прохладных, маломинерализованных водоемов с нейтральной или слегка щелочной средой. Галофильных и ацидофильных представителей сравнительно немного. Наиболее обычные из них *Achnanthes dispar*, *A. delicatula* subsp. *delicatula*, *A. delicatula* subsp. *hauckiana*, *A. clevei* var. *bottnica*, *A. hungarica*, *A. flexella* var. *arctica*, *A. didyma*, *A. depressa*, *A. marginulata*, *A. nodosa*, *A. flexella* var. *alpestris*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баринова С. С., Медведева Л. А. Атлас водорослей — индикаторов сапробности (российский Дальний Восток). Владивосток, 1996. 335 с.

Васильева И. И., Пшенникова Е. В. Водоросли реки Колымы и водоемов ее бассейна (Россия) // Альгология. 1996. Т. 6. № 1. С. 35—41.

Водоросли. Сводный указатель к отечественным библиографиям по водорослям за 1737—1960. Л., 1971. 623 с.

Водоросли. Указатель к библиографии советской литературы по водорослям 1961—1970. Л., 1983. 460 с.

Гецен М. В., Стенина А. С. Algae (систематический список...) // Флора и фауна водоемов европейского Севера. Л., 1978. С. 109—151.

Давыдова Н. Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 243 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. 11 / Отв. ред. И. В. Макарова. Вып. 1. Л., 1988. 116 с.; Вып. 2. СПб., 1992. 125 с.

Диатомовый анализ. Кн. 1—3 / Под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Л., 1949. Кн. 1. 237 с.; 1949. Кн. 2. 238 с.; 1950. Кн. 3. 398 с.

Егорова А. А. и др. Флора тундровой зоны Якутии. Якутск, 1991. 184 с.

Забелина М. М. и др. Диатомовые водоросли. М., 1951. 620 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 4).

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

Кухаренко Л. А. Водоросли пресных водоемов Приморского края. Владивосток, 1989. 142 с.

Левадная Г. Д. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск, 1986. 286 с.

Моисеева А. И. Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. Т. 171. Л., 1971. 152 с.

Харитонов В. Г. Своеобразие флоры диатомовых водорослей бассейна р. Анадырь в связи с палеогеографией Берингиды // Биогеография Берингийского сектора Субарктики. Владивосток, 1986. С. 7—18.

Харитонов В. Г. К флоре диатомовых водорослей северо-востока Азии (бассейн р. Анадырь). Магадан, 1989. 70 с. Деп. в ВИНИТИ 03.08.89, № 5251—В89.

Харитонов В. Г. К флоре диатомовых водорослей северо-востока Азии (бассейн р. Колымы). Магадан, 1991. 106 с. Деп. в ВИНИТИ 01.03.91, № 908—В91.

Харитонов В. Г. Диатомовые водоросли пресных водоемов // Экология бассейна р. Амгуэма. Владивосток, 1993. С. 47—81.

Черемисинова Е. А. Диатомовая флора неогеновых отложений Прибайкалья. Новосибирск, 1973. 69 с.

Юрцев Б. А. Берингия и ее биота в позднем кайнозое // Берингия в кайнозое: Матер. Всесоюз. симп. «Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозое». Хабаровск, 1976. С. 202—212.

Шер А. В. Роль берингийской суши в формировании фауны млекопитающих голарктики в позднем кайнозое // Там же. С. 227—241.

Шешукова В. С. Подпорядок *Monoraphineae* // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1951. Вып. 4. С. 188—231.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Stockholm, 1953. T. 3. Kg. Sv. Vet. Akad. Handl. Fjarde Ser. Bd 4. N 5. 255 S.

Foged N. The Diatoms in four Postglacial Deposits in Greenland. Meddr Grönland. 1972. Bd 194. N 4. P. 1—64.

Foged N. The Diatoms in four Postglacial Deposits at Godthabsfjord, West Greenland. Meddr Grönland. 1977. Bd 199. N 4. P. 1—62.

Foged N. Diatoms in Alaska // Bibl. Phycol. 1981. Bd 53. 318 S.

Foged N. The Subfossil Diatom Flora of four Geographicalli Widely Separated Cores in Greenland. Meddr Grönland. Bioscien. 1989. Vol. 30. 75 p.

Hartley B. A Check-List of the Freshwater, Brackish and Marine Diatoms of the British Isles and Adjoining Coastal Waters // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1986. Vol. 66. P. 531—610.

Kreis R. G., Stoermer E. F. Diatoms of the Laurentian Great Lakes. III. Rarely and poorly known species of *Achnanthes* Bory and *Cocconeis* Ehr. (*Bacillariophyta*) // J. Great Lakes Res. 1979. Bd 5 (3-4). P. 276—291.

Lange-Bertalot H., Krammer K. Achnanthes. Eine Monographie der Gattung mit Definition der Gattung *Cocconeis* und Nachtragen zu den *Naviculaceae*. Berlin; Stuttgart, 1989. 392 S.

Patrick R., Reimer Ch. W. The diatoms of the United States. Exclusive of Alaska and Hawaii. Vol. 1: *Fragilariacea*, *Eunotiaceae*, *Achnanthaceae*, *Naviculaceae*. Philadelphia, 1966. 688 p.

Schmidt A. Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig, 1874—1959. 480 p.

Vanlandingham S. L. Catalogue of the Fossil and Recent Genera and Species of Diatoms and their Synonyms. 1967—1979. I—VIII. 4654 p.

Институт биологических проблем
Севера ДВО РАН
Магадан

Получено 8 XII 1998

SUMMARY

90 representatives of *Achnanthaceae* found in the Beringia freshwater reservoirs are listed.

УДК 561.22(234.83):551.734.5 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© С. М. Снигиревский

ИСКОПАЕМЫЕ *PHAEOPHYTA* (?) ИЗ ВЕРХНЕДЕВОНСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРНОГО ТИМАНА (РОССИЯ)

S. M. SNIGIREVSKY. SOME *PHAEOPHYTA* (?) FROM THE UPPER DEVONIAN STRATA OF THE NORTHERN TIMAN (RUSSIA)

Рассматриваются находки ископаемых растений, предположительно относимых к бурым водорослям — *Caudophyton fasciolus* и *Uchtophyton* sp. Обсуждается морфология и экология этих растений, а также обосновывается неправомерность выделения D. P. Penhallow рода *Dictyotites*.

Ключевые слова: верхний девон, *Phaeophyta*, Северный Тиман, северо-восток европейской части России.

Статья продолжает серию публикаций автора о позднедевонской флоре Северного Тимана (Снигиревский, 1996, 1997а,б; Snigirevsky, 1996; 1997; Tschibrikova et al., 1998, и др.).

Среди ископаемых растений верхнедевонского возраста, собранных автором во время палеоботанической экспедиции на Северный Тиман в 1993 г. (Снигиревский, 1997а), были обнаружены остатки предположительно бурых водорослей. Они обитали на дне водоемов, в которых происходила фоссилизация разнообразных остатков высших растений, приносимых с расположенной неподалеку суши. Эти находки тем более интересны, что представляют растения, сохранившиеся in situ.

Совокупность морфологических признаков, выявленных у этих растительных остатков, позволяет условно сближать их с представителями отдела *Phaeophyta*. Сложность определения систематической принадлежности остатков этих таллофитов с Северного Тимана обусловлена тем, что бурые водоросли отличаются от других отделов микроскопическими и биохимическими признаками, которые не всегда удается обнаружить при изучении ископаемого материала. Самые древние достоверные остатки бурых водорослей известны из палеогеновых отложений (около 50—60 млн лет; Петров, 1977), а отложения вмещающие обсуждаемые в работе фитофоссилии, сформировались примерно около 365 млн лет назад.

Хотя находки крупных слоевищ водорослеподобных растений в палеозойских отложениях крайне редки, на Северном Тимане были обнаружены крупные скопления фоссилизированных остатков *Caudophyton fasciolus* (Penhallow) S. Snigirevsky и *Uchtophyton* sp.

Эти находки расширяют представления об одних из самых древних, девонских, водорослях, поскольку в настоящее время известно очень небольшое количество остатков ископаемых растений палеозойского возраста, которые (с определенной осторожностью) могут быть отождествлены с бурыми водорослями. Из таковых следует упомянуть: *Angarolaminariopsis* Ananiev, 1956 из нижнего девона Западной Сибири (Ананьев, 1956:692); *Drydenia* Fry et Banks, 1955, *Enfieldia* Fry et Banks, 1955 и *Hungerfordia* Fry et Banks, 1955 из верхнего девона штата Нью-Йорк, США (Fry, Banks, 1955 : 39—41); *Jenisseiphyton* Ananiev, 1954 из нижнего девона Западной Сибири (Ананьев, 1954:318); *Tyrasotaenia* Gnilovskaja, 1971 и *Vendotaenia* Gnilovskaja, 1971 из венда Ленинградской обл. и Подолии (Гниловская, 1971 : 104—106).

Кроме того, существует несколько родов неясного систематического положения. Авторы, описавшие их (Сенкевич, 1960; Степанов, 1967), указывали на возможную принадлежность этих остатков к бурым водорослям — *Uchtophyton* Neuburg in Senkevitch и *Caudophyton* S. Stepanov. Ряд исследователей (Obrhel, 1968; Гниловская, 1971, и др.) указывал на принадлежность к бурым водорослям рода *Buthotrephis* Hall. С. В. Мейен (1987) допускал отнесение родов *Drydenia*, *Hungerfordia* и *Enfieldia* к сателлитным родам отдела *Phaeophyta*, отмечая при этом также возможную принадлежность к бурым или (в меньшей степени) к красным водорослям, по биохимическим признакам, родов *Nematothallus* Lang, *Spongiophyton* Kräusel, *Protosalvinia*

(Dawson) Clarke, *Prototaxites* Dawson, *Pachytheca* Hooker ex Salter, *Rhytidophyton* T. et A. Istchenko, *Bitelaria* T. et A. Istchenko, *Orestovites* T. et A. Istchenko и *Orestovia* Ergolskaia. Принадлежность *Orestovia* к высшим растениям убедительно доказала Н. С. Снигиревская (1993).

Проблематичные остатки, относимые к роду *Prototaxites* (= *Nematoxylon* Dawson, *Nematophycus* Carruthers, *Celluloxylon* Dawson, *Nematophyton* Penhallow, *Cryptoxylon* Kidston), принимались различными авторами за фрагменты стволов хвойных растений, за талломы бурых водорослей, за колонии беспозвоночных животных и пр. Однако самой правдоподобной, на мой взгляд, является точка зрения американского палеоботаника F. Hueber, проведшего детальнейшее исследование многочисленных остатков *Nematophyton* из девонских отложений п-ова Гаспе в Канаде и пришедшего к выводу, что эту группу необходимо относить к царству *Fungi* (Hueber, 1996, устное сообщение).

Существуют еще описанные В. А. Хахловым (1939 : 92) как *Askisiella ramosa* Chachlov «длинные изгибающиеся побеги». Но они представлены в его работе столь схематично, что с одинаковой уверенностью можно говорить об их сходстве с целым рядом девонских растений, известных в настоящее время. К сожалению, подобное обнародование интересных находок из-за столь некачественного их воспроизведения не может считаться валидным. По этому поводу еще А. Н. Криштофович (1933 : 158) сетовал на «особенно плохое исполнение таблиц» в работах Хахлова.

В 1893 г. американский палеоботаник D. P. Penhallow описал из верхнедевонских отложений США остатки растений, которые он относил к «вновь вводимому» им в употребление роду *Dictyotites* и сравнивал с бурыми водорослями. Эта работа Penhallow (1893) содержит, с точки зрения современных правил «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (МКБН) (Международный..., 1996), ряд существенных ошибок.

Род *Dictyotites* был впервые выделен Adolphe Brongniart (1828 : 67). Однако изображенные остатки были названы им *Fucoides*, а род *Dictyotites* остался лишь однажды упомянутым в тексте без описания или диагноза, а также без конкретного указания на изображение. В 1859 г. A. Massalongo[1] дает подробное описание нового вида эоценовой водоросли из Италии (1859 : 51—52), называя ее *Dictyotites brongniartii* Massalongo, при этом не приводя диагноза рода *Dictyotites*. По изображению Massalongo (ibid., табл. XIV, fig. 1) можно с уверенностью судить о строении растения. Оно имело сравнительно широкие (2—3 мм) нити («листовые органы»?), регулярно дихотомически разветвленные под довольно открытыми (около 60°) углами. Нити не были собраны в пучки, подобные описанным в данной статье.

Ознакомившись с этой работой, Penhallow (1893 : 109) заключил, что предложенное Massalongo родовое название *Dictyotites* потеряло свою функцию и «совершенно вышло из употребления». Исходя из этих соображений, Penhallow (1893 : 113) заново ввел в употребление имя *Dictyotites* и привел диагнозы нового рода *Dictyotites* gen. nov.: «Fronds plane, membranaceous, and regularly dichotomous, the ultimate ramuli generally bifid. Midrib none, margins regular» и нового вида D. fasciolus sp. nov.: «Fronds dichotomous, divisions narrowly linear, 1 to 1.5 mm wide, and generally aggregated in tufts».

С точки зрения современных правил ботанической номенклатуры (ст. 11.3) (Международный..., 1996 : 42) «для любого таксона рангом от семейства до рода включительно правильным названием является наиболее раннее законное название в том же ранге».

Необходимо проанализировать, является ли законным названием *Dictyotites brongniartii* Massalongo. Согласно МКБН (1996 : 91), «названия рода и вида могут быть одновременно действительно обнародованы приведением единого описания или диагноза, даже если оно предназначалось как родовое или видовое, в тех случаях,

[1] Эта книга является одной из первых, в которой для изображения ископаемых растений использованы фотографии.

когда существует совокупность следующих факторов: (A) род является на данный момент монотипным; (B) никакие другие названия (в любом ранге), основанные на том же самом типе, не были ранее действительно обнародованы; (C) название рода и вида в других отношениях удовлетворяют требованиям действительного обнародования» (ст. 42.1). «Опубликованные до 1 января 1908 г. иллюстрации с анализом или, для бессосудистых растений, единственный рисунок, на котором показаны детали, способствующие идентификации, являются приемлемыми для целей этой статьи вместо описания или диагноза» (ст. 42.3). Как следует из приведенных цитат, фотографическое изображение (Massalongo, 1859), наличие подробного описания вида *Dictyotites brongniartii*, отсутствие действительно обнародованного ранее одноименного родового названия, а также то обстоятельство, что род *Dictyotites* в работе Massalongo (1859) являлся монотипным, являются в совокупности приемлемыми для целей ст. 42 МКБН.

Соответственно единственно законным в данном случае является название *Dictyotites* (Brongn.) Massalongo (см. также Andrews, 1970).

Кроме того, это название было применено для эоценовых водорослей, и экстраполировать его на девонские растения значило еще более формализовать род *Dictyotites*. И наконец, диагноз рода *Dictyotites* (Brongn.) Massal. не совпадает с диагнозом, приведенным Penhallow (1893), и с изображениями в его работе.

Из известных в настоящее время растительных остатков наиболее близкими к «*Dictyotites fasciolus*» sensu Penhallow являются представители рода *Caudophyton* S. Stepanov. Род *Caudophyton* был описан Степановым (1967 : 110—113) из среднего девона Салаира (мамонтовская подсвита эйфельского яруса; западная окраина Кузбасса, правый берег р. Бачат, в 3 км восточнее Гурьевска, лог Водоем). Степанов предполагал, что это растение произрастало в водной среде, будучи полностью погруженным в воду, лентообразные оси растения могли образовывать густые заросли; размножение, по всей видимости, было вегетативным. Эти растения также обладали прямыми ризомами, к которым прикреплялись собранные в пучки узкие латеральные образования (ветви, нити?). У Степанова (1975, с. 73) — «лентовидные стебли (?)» (Степанов, 1975 : 73).

Степанов относил род *Caudophyton* к растениям неясного систематического положения, однако наличие ризомов и лентовидных «ветвей» (нитей?), представляющих собою, скорее всего, рассеченное слоевище, позволяет условно помещать эти растения в отдел *Phaeophyta*.

Перечисленными выше фактами объясняется создание новой комбинации *Caudophyton fasciolus* (Penhallow) S. Snig. comb. nov.

Ниже приводятся описания образцов, которые хранятся в музее кафедры и Лаборатории палеонтологии геологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ), коллекция № ЛП-21.

Divisio *Phaeophyta*

Incertae sedis

Genus *Caudophyton* S. Stepanov 1967

Caudophyton fasciolus (Penhallow) S. Snigirevsky comb. nov.

Табл. I, *1—3*; табл. II, *1—3*

1893. *Dictyotites fasciolus* : Penhallow, pp. 110—111, 113; pl. XI, fig. 10*a*; pl. XII, fig. 10*b*.

Diagnosis. Long flexible rhizom, about 1 cm wide, with lateral «structures» (filaments ?) attached in the different intervals. Filaments 0.5—1.7 mm wide, up to 9 cm (max. — 30 cm) long, aggregated in bundles or seriated, twice bifurcated on very acute angle (1—4°, rarely up to 20°). Rhizom and filaments (?) surface smooth.





Таблица I. *Caudophyton fasciolus.*

1 — ризом с собранными в пучки ветвями (нитями?). Обр. ЛП-21-6/5, нат. вел.; *2* — лентовидные образования (ветви, нити?), располагающиеся рядами. Обр. ЛП-21-2/18, нат. вел.; *3* — изолированные ветви (нити?), дважды дихотомически ветвящиеся. Обр. ЛП-21-6/11, нат. вел.

К с. 68



Таблица II. *Caudophyton fasciolus.*

1 — дважды ветвящийся ризом с пучком узких и коротких ветвей (нитей?). Обр. ЛП-21-6/6, нат. вел.; *2* — лентовидные образования (ветви, нити?), располагающиеся рядами. Обр. ЛП-21-786/57, нат. вел.; *3* — образование, сходное с органами размножения (?) *Caudophyton aquatilis* S. Stepanov, возможно, также относящееся к *C. fasciolus* (ср. с табл. II, *4*). Обр. ЛП-21-2/2. Масштабная линейка — 1 см. *4* — вегетативные органы размножения (?) *C. aquatilis* — реконструкция С. А. Степанова из его работы (1975 : 74; рис. 26, *г*) (ср. с табл. II, *3*). Масштабная линейка — 1 см.

Uchtophyton sp.

5 — фрагмент таллома, дважды (псевдо?) моноподиально ветвящийся. В нижней части (отмечено стрелкой) — корнеподобное образование, уходящее в породу перпендикулярно поверхности напластования. Обр. ЛП-21-198, нат. вел.

Диагноз. Растение с длинным гибким ризомом, шириной до 1 см. От ризома на различных интервалах отходят латеральные образования (нити ?), собранные в пучки или расположенные рядами. Нити (?) шириной 0.5—1.7 мм, длиной более 9 см (максимально до 30 см), дважды дихотомируют под очень острыми углами (1—4°, редко до 20°). Поверхность ризомов и нитей (?) не несет скульптурных элементов.

Тип. *Dictyotites fasciolus* Penhallow происходит из серых слюдистых сланцев верхнего чемунга[2] Лэйнсборо, округ Сасквеханна, шт. Пенсильвания (Penhallow, 1893). Место хранения неизвестно.

Материал: 18 образцов в красноцветных алевролитах (обр. ЛП-21-3; ЛП-21-4, сборы Т. И. Егорова, 1957 г.; обр. ЛП-21-2/2, ЛП-21-2/12, ЛП-21-2/18, ЛП-21-6/1-9, ЛП-21-6/11, ЛП-21-6/14, ЛП-21-6/15, сборы С. М. Снигиревского, 1993 г.) и в зеленоватых аргиллитах (обр. ЛП-21-786/57, сборы Н. Н. Петровой, 1989 г.). Сохранность различная.

Описание. На образцах сохранились крупные разобщенные остатки растений, однако благодаря большому их количеству и разнообразным формам сохранности становится возможным составить представление об общем облике растения. Оно имело, по-видимому, длинные гибкие, иногда дихотомически ветвящиеся ризомы до 1 см шириной, как пересекающие поверхности напластования, так и параллельные им. На различных, неодинаковых расстояниях от ризомов отходят пучки расположенных спирально лентовидных образований («ветвей»?), которые, по-видимому, являются рассеченным на нити слоевищем (табл. I, *1*; II, *1*). Нити при ширине 0.5—1.7 мм достигают в длину 9 см (и это, наверняка, не предельная величина), по крайней мере дважды дихотомически разделяясь под очень острыми углами (максимальный угол около 20°, в подавляющем большинстве случаев — 1—4°). Поверхность ризомов и нитей (?) не несет каких-либо скульптурных элементов или следов жилкования, хотя при большом увеличении видно клеточное строение. Очевидно, пучки нитей (?) были ориентированы веерообразно (табл. I, *2*; II, *2*). При сборе обсуждаемого материала во время полевых работ на Северном Тимане в 1993 г. я неоднократно находил крупные, выходящие из одного или нескольких центров (вероятно, от ризомов), расположенные по радиусам пучки лентовидных образований, достигавшие в диаметре полуметра. При этом они простирались в различных плоскостях, зачастую в виде воронкообразных конусовидных углублений, образующихся при растрескивании вмещающих пород по поверхности лентовидных образований. Невозможность их препарировки и массивность пород не позволили мне коллекционировать полное растение. На табл. II, *1* представлен фрагмент дважды ветвящегося ризома, одно из ответвлений которого на четвертом сантиметре своей длины несет пучок узких и коротких лентовидных органов. По всей видимости, к этому же растению следует относить очень интересные, встречающиеся, к сожалению, лишь изолированно образования, представляющие собой пучки тонких лентовидных придатков, ориентированных в разных направлениях и достигающие в диаметре 1 см (табл. II, *3*). Они чрезвычайно напоминают образования, которые Степанов (1975) предположительно считал органами вегетативного (?) размножения типового вида этого рода — *Caudophyton aquatilis* S. Stepanov (ср. *3* и *4* на табл. II).

Спороносные органы неизвестны.

Сравнения, замечания. Описываемые растительные остатки несомненно могут быть отождествлены с описанными Penhallow под названием *Dictyotites fasciolus* остатками бурых водорослей, обнаруженных в верхнедевонских отложениях

---

[2] Чемунг (Chemungian, англ.) — чемунгский ярус верхнего девона по Североамериканской номенклатуре, выше фингерлейского и ниже кассадаганского ярусов (Толковый..., 1977—1979), приблизительно соответствует по своему объему верхней половине франского яруса.

штата Нью-Йорк (США). Достаточно сопоставить изображения в работе Penhallow (1893, figs. 10a, 10b) с северотиманским экземпляром (обр. ЛП-21-2/18; табл. I, *2*). О правомерности отнесения этого вида к роду *Dictyotites* и создании новой комбинации было сказано выше.

От типового вида рода *Caudophyton* — *C. aquatilis* S. Stepanov описываемый вид отличается меньшей высотой пучков нитей (?) и часто наблюдаемым дихотомическим их ветвлением (во многих случаях двукратным).

Следует остановиться на сходстве *C. fasciolus* с другими, ранее обнародованными остатками фитофоссилий. В первую очередь необходимо упомянуть пучкообразное растение, описанное O. A. Hoeg (1942 : 43—46) из среднего девона Шпицбергена и названное им «bands of fibrous tissue», на несомненное сходство которого с *C. aquatilis* обращал внимание Степанов (1967). Отличием от нашего вида является отсутствие разветвлений осей у шпицбергенских остатков. Однако можно, вероятно, говорить о принадлежности последних к роду *Caudophyton*.

Определенное сходство наблюдается между *C. fasciolus* и некоторыми фрагментами *Hicklingia erecta* Kräusel et Weyland (Kräusel, Weyland, 1929 : 343—344; Taf. 13; Fig. 5,6), тем не менее интенсивное ветвление последней позволяет говорить только об их сходном облике.

Распространение. Верхний девон США (шт. Пенсильвания, чемунгский ярус) и России (Архангельская обл.; Республика Коми — Северный и Средний Тиман, франский ярус).

Местонахождение. Россия, Архангельская обл., Северный Тиман: 1) правый берег р. Сулы, у Сульского водопада (сборы Т. И. Егорова, 1957); 2) восточное побережье Чешской губы, близ мыса Крестовый (67°12′ с. ш., 47°45′ в. д.); 3) там же, в 1.5 км севернее мыса Восточный Лудоватый Нос (67°17′ с. ш., 47°46′ в. д.) (см. рисунок) (сборы С. М. Снигиревского, 1993) — устьбезмошицкая свита; Россия, Республика Коми — Средний Тиман, Пижемская площадь, скважина 786 (гл. 138.60) (сборы Н. Н. Петровой, 1989) — цилемская свита. Франский ярус верхнего девона.

Genus *Uchtophyton* Neuburg in Senkevitch, 1960

1960. *Uchtophyton* : Сенкевич, с. 108—109, табл. I, *1—3*.

Диагноз. Таллом дихотомически ветвящийся. Филлоиды плоские, линейные, с редкими округлого очертания вздутиями, с криптостомами. Конечные филлоиды удлиненно-овальные, с тупым концом с шагренево-штриховатой поверхностью (Сенкевич, 1960 : 108).

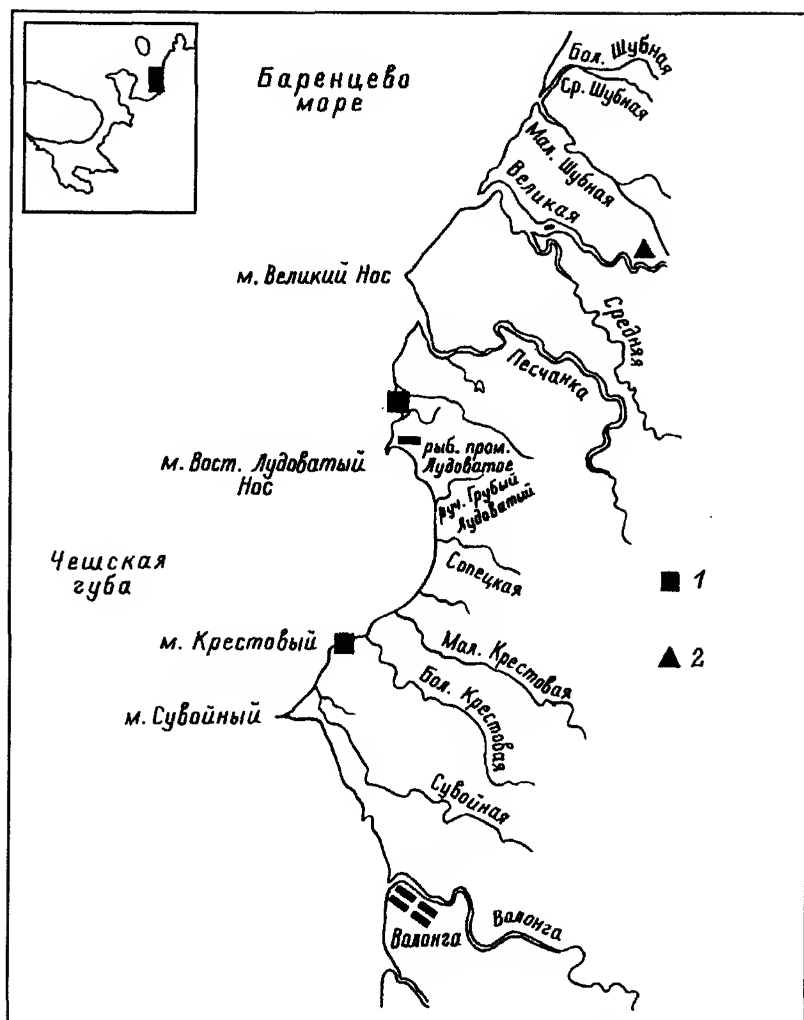
Тип рода: *Uchtophyton grossheimii* Neuburg ex Senkevitch происходит из тиманской свиты (франский ярус, верхний девон) Южного Тимана (р-н г. Ухта), из отвалов нефтешахты 2. Голотип хранится в Геологическом институте РАН, Москва, № 3044/3 (Сенкевич, 1960 : 108—109).

Uchtophyton sp.

Табл. II, *5*

Материал. Один отпечаток фрагмента таллома (обр. ЛП-21-198) в серых слюдистых песчаниках; сохранность удовлетворительная.

Описание. От основной оси таллома псевдомоноподиально отходят латеральные образования (ветви ?). Ширина основной оси не превышает 1.5 см; латеральных образований (ветвей ?) — 7—8 мм. Длина фрагмента 9 см (табл. II, *5*). Наибольший интерес представляет отходящая в нижней части фрагмента под прямым углом к плоскости напластования (соответственно к плоскости, в которой находится отпеча-



Местонахождения ископаемых остатков *Phaeophyta* (?) на Северном Тимане.
1 — *Caudophyton fasciolus*; *2* — *Uchtophyton* sp. Масштаб 1 : 200 000.

ток описываемого растения) вертикальная структура, имеющая длину около 4 см при ширине до 2 см (табл. II, *5*, отмечена стрелкой). Она заполнена углистым веществом и отсылает от себя под прямым углом (т. е. параллельно плоскости напластования) ризоидоподобные образования, ветвящиеся дихотомически на расстоянии 1 см от вертикальной структуры. Наблюдается органическая связь последней и фрагмента основной оси таллома, поэтому можно интерпретировать эту структуру как ризоиды или орган прикрепления водоросли.

Криптостомы не наблюдаются.

Сравнение, замечания. Наибольшее сходство описанное растение имеет с видом *U. ljaschenkovii* Senkevitch, у которого также отсутствуют криптостомы и наблюдается псевдомоноподиальное ветвление талломов. Однако отсутствие конечных частей латеральных образований (ветвей ?) и не очень хорошая сохранность не позволяют с уверенностью относить описанный фрагмент растения к какому-либо из видов этого рода. Следует подчеркнуть, что очень важной является находка верти-

кально расположенных ризоидов или органов прикрепления, что подтверждает мнение М. А. Сенкевич и М. Ф. Нейбург (Сенкевич, 1960) о том, что *Uchtophyton*, очевидно, являлся водорослью. Эти авторы сравнивали представителей рода с современным *Fucus*.

Распространение. Россия, Республика Коми и Архангельская обл. (франский ярус верхнего девона): тиманский горизонт Южного Тимана (Республика Коми), воронежский горизонт Северного Тимана (Архангельская обл.).

Местонахождение. Россия, Архангельская обл., Северный Тиман, низовья р. Великой (67°21′ с. ш., 47°55′ в. д.), устьбезмошицкая свита, франский ярус, верхний девон. Сборы Л. С. Коссового, 1957—1959 гг.

Описанные выше остатки *Caudophyton fasciolus* сравнительно хорошо сохранились в красно-бурых мелкозернистых песчаниках и алевролитах устьбезмошицкой свиты (франский ярус верхнего девона), по всей вероятности, в прижизненном положении.

В позднефранское время на территории нынешнего Северного Тимана наряду с присутствием типичных прибрежно-морских осадков (со знаками ряби и остатками панцирных рыб и беззамковых брахиопод) были широко развиты прибрежно-дельтовые образования. Формирование дельтовых отложений происходило в очень обширной зоне: ширина дельты и длина конуса выноса составляла, очевидно, многие десятки километров. Древняя устьбезмошицкая река текла в юго-юго-западном направлении, беря свое начало, видимо, на расположенном на северо-западе материке (или крупном острове ?). Возможно, что эта суша могла быть частью Балтийского континента (ныне — щита). К концу устьбезмошицкого времени течение широкой древней реки замедляется, происходит отмирание дельты и превращение ее в замкнутый бассейн с застойными водами и интенсивно развивающимися процессами пиритизации осадков (Чернов, 1947; Коссовой, 1966). Обсуждаемые выше ископаемые растения позволяют составить некоторое представление о характере донной флоры в дельте устьбезмошицкой реки (*Uchtophyton* sp.) и в начале формирования замкнутого бассейна с застойными водами (*Caudophyton fasciolus*).

Благодарности

Фотографии сделаны фотомастером кафедры палеонтологии геологического факультета СПбГУ Б. С. Погребовым, за что автор выражает ему глубокую благодарность. Автор искренне признателен К. Л. Виноградовой, Н. С. Снигиревской, М. Б. Гниловской за ценные консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьев А. Р. О нижнедевонской флоре юго-восточной части Западной Сибири // Вопросы геологии Азии. 1954. Т. 1. С. 287—324.

Ананьев А. Р. Новые ископаемые растения из нижнедевонских отложений у с. Торгашино в юго-восточной части Западной Сибири // Бот. журн. 1956. Т. 42. № 5. С. 691—702.

Гниловская М. Б. Древнейшие водные растения венда Русской платформы (поздний докембрий) // Палеонтол. журн. 1971. № 3. С. 101—107.

Коссовой Л. С. Геологическое строение Северного Тимана. Стратиграфия. Л., 1966. Т. 1. 437 с. (Отчет 5-го геол. управления, партия 1819).

Криштофович А. Н. По поводу палеоботанических работ проф. В. А. Хахлова // Пробл. сов. геологии. 1933. Т. 4. № 10. С. 157—158.

Международный кодекс ботанической номенклатуры (Токийский кодекс). СПб., 1996. 191 с.

Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.

Петров Ю. Е. Отдел бурые водоросли (*Phaeophyta*) // Жизнь растений. 1977. Т. 3: Водоросли, лишайники / Под ред. М. М. Голлербаха. М. С. 143—191.

Сенкевич М. А. Ископаемые растения верхнего девона Тимана // Палеонтол. сб. 1960. № 3. С. 107—123. (Тр. ВНИГРИ; Вып. 16).
Снигиревская Н. С. О принадлежности *Orestovia voronejensis* T. Istchenko et A. Istchenko (средний девон, Воронежская антеклиза) к высшим растениям // Палеонтол. журн. 1993. № 4. С. 133—137.
Снигиревский С. М. Загадочный представитель первых наземных лесных биоценозов // Загадочные организмы в эволюции и филогении: Тез. докл. Всерос. симп. М., 1996. С. 83—84.
Снигиревский С. М. История палеоботанических исследований Северного Тимана // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геология, география. 1997а. Вып. 2. № 14. С. 78—83.
Снигиревский С. М. Позднедевонская флора Северного Тимана: Автореф. дис. ... канд. геол.-минер. наук. СПб., 1997б. 16 с.
Степанов С. А. О среднедевонской флоре с окраин Кузбасса // Учен. зап. Томск. гос. ун-та. 1967. № 63. С. 102—120.
Степанов С. А. Фитостратиграфия опорных разрезов девона окраин Кузбасса // Тр. СНИИГГиМС. Вып. 211. Новосибирск, 1975. 152 с.
Толковый словарь английских геологических терминов. М., 1977—1979. Т. 1—3.
Хахлов В. А. О некоторых остатках древне-девонской флоры Минусинской котловины // Тр. Томск. гос. ун-та. 1939. Т. 96. С. 91—102.
Чернов А. А. Геологические исследования Северного Тимана // Материалы к познанию геологического строения СССР. М., 1947 // Тр. МОИП, Нов. сер. Вып. 6(10). 96 с.
Andrews H. N. Index of generic names of fossil plants, 1820—1965 // U. S. Geol. Surv. Bull. N 1300. 1970. 354 p.
Brongniart A. Histoire des végétaux fossiles. Paris, 1828. T. I. 488 p.; T. II. 72 p.; 1837. T. I. 166 pl.; T. II. 30 pl.
Fry W. L., Banks H. P. Three new genera of algae from the Upper Devonian of New York // J. of Palaeont. 1955. Vol. 29. N 1. P. 37—44.
Hoeg O. A. The Downtonian and Devonian flora of Spitzbergen // Norg. Svalb.-og. Ishavs-Undersok. Oslo, 1942. Skr. N 83. 228 p.
Kräusel R., Weyland H. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. III // Abh. d. Senck. Nat. Ges. 1929. Bd 41. Lfg. 7. S. 315—360.
Massalongo A. B. Specimen photographicum animalium quorumdam plantarumque fossilium. Verona, 1859. 101 p.
Obrhel J. Die Silur- und Devonflora des Barrandiums // Paleont. Abhandl. Abt. B. Paleobot. Bd 2. 1968. H. 4. S. 663—701.
Penhallow D. P. Notes on Erian (Devonian) plants from New York and Pennsylvania // Proc. of the US Nat. Mus. Washington, 1893. Vol. 16. P. 105—114.
Snigirevsky S. M. Late Devonian flora of Northern Timan (Russia) // 5th Quadr. Conf. IOPC (Santa Barbara, California, USA, June 30—July 5 1996): Abstr. Vol. P. 93.
Snigirevsky S. M. Upper Devonian floras of the Arctic // Palaeozoic strata and fossils of the Eurasian Arctic. // Ichthyolith Issues. Spec. Publ. 3. 1997. P. 37—38.
Tschibrikova E. V., Snigirevsky S. M., Olly V. A. In situ spores of some Frasnian fossil plants from the Northern Timan (Russia) // 5th Europ. Palaeobot. Palynol. Conf. (Cracow, Poland, June 26—30 1998): Abstr. Vol. P. 181.

Санкт-Петербургский государственный университет
E-mail: sergey @ SS3882.spb.edu

Получено 28 II 2000

SUMMARY

New findings of fossil plants from the Upper Devonian strata of the Northern Timan presumably belonging to *Phaeophyta* are described. The revision of Penhallow's data (1893) on the genus *Dictyotites* and morphological studies of the genus *Caudophyton* made it possible to describe a new combination, *Caudophyton fasciolus* (Penhallow) S. Sing. The ecological aspects of *C. aquatilis* and *Uchtophyton* sp. are described.

УДК 069.51 : 582.948.2 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© Л. М. Раенко

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ТАКСОНОВ СЕМЕЙСТВА *BORAGINACEAE* ВОСТОЧНОЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА (LE)

L. M. RAYENKO. TYPE SPECIMENS OF THE FAMILY *BORAGINACEAE* TAXA FROM EAST ASIA KEPT IN THE HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Приведены типовые экземпляры 8 таксонов сем. *Boraginaceae*, описанных с территории Китая и Японии, относящихся к родам *Ancistrocarya*, *Bothriospermum*, *Eritrichium*, *Omphalodes*, *Onosma* и *Thyrocarpus*. Установлен лектотип для одного таксона.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, Китай, Япония, типификация.

В настоящей статье публикуются типовые материалы 8 таксонов сем. *Boraginaceae* зарубежной Восточной Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им В. Л. Комарова (LE). Типовые образцы таксонов, принадлежащих к родам *Ancistrocarya* Maxim., *Bothriospermum* Bunge, *Eritrichium* Schrad., *Omphalodes* Mill., *Onosma* L. и *Thyrocarpus* Hance (*Boraginaceae*), собраны на территории Китая (вне пределов Центральной Азии, в понимании В. И. Грубова (1963)) и островах Японии.

Список типовых образцов таксонов представлен здесь в алфавитном порядке родовых названий и включает в себя следующие сведения: название типифицированного таксона с указанием первоисточника; название (в круглых скобках), принятое во «Flora of Japan» (Kodansha, Jamazaki, 1993) и «Flora of China» (Zhu Ge-lin et al., 1995); категория типа; число гербарных листов (для изотипов и синтипов); фамилия специалиста, выделившего лектотип; полный текст гербарной этикетки типового образца; цитата из протолога при выборе лектотипа или если текст гербарной этикетки не полностью соответствует протологу. Даты по новому стилю (на этикетках К. И. Максимовича), а также фенофаза гербарных образцов заключены в квадратные скобки.

1. *Ancistrocarya japonica* Maxim. 1872, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 17 : 444.

Holotypus cum isotypo: Япония, о-в Кюсю, «Japonia, Nagasaki, in sylva obscura in Naga-yama, solo piceo, 21 IX [3 X] 1863, [fr.], Maximowicz».

По протологу: «Hab. in Kiusiu: in sylva obscura montis Naga, non procul a Nagasaki, rare, init. Octobris fructu maturo».

2. *Bothriospermum chinense* Bunge, 1833, Enum. pl. China bor. : 47.

Isotypi (3): Сев. Китай, «China boreal., 1831, [fl., fr.], Bunge».

Holotypus: P?

По протологу: «Hab. in ruderatis prope Pekinum; floret Aprili, Majo».

3. *Eritrichium brevipes* Maxim. 1872, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 17 : 446 (=*Trigonotis brevipes* (Maxim.) Maxim. 1881, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 27 : 506).

Lectotypus (Raenko, h. l.): Япония, о-в Хонсю, «Yokohama, Hakone, ad rivulos, 5[17] X 1862, [fl., fr.], Maximowicz».

Syntypus cum isosyntypo: Япония, о-в Кюсю, «Nagasaki, Yodzobo, ad pedem jugi Kundsho-san, 20 V [1 VI] 1863, [fl., fr.], Maximowicz».

Syntypus cum isosyntypo: Япония, о-в Кюсю, «Nagasaki, Kundsho-san, 22 V [3 VI] 1863, [fl., fr.], Maximowicz».

По протологу: «Hab. in silvis ad rivulos Nippon: in jugo Hakone, medio Octobri, fl. ult. fr. mat., et Kiusiu: ad pedem jugi centralis Kundsho-san, variis locis, initio Junii fl. c. fr. juv.».

4. *Omphalodes krameri* Franch. et Sav. 1875, Enum. Pl. Jap. 1 : 337; id. 1879, l. c. 2 : 452.

Isotypus: Япония, о-в Хонсю, «Ex urbe Yedo allata, № 865, [fl.], Dr. Savatier».

Примечание. Вместе с изотипом на гербарном образце смонтировано еще одно растение этого вида из Японии: «Yedo, in collibus umbrosis (Nippon), VII 1871, cum nom., Dr. Savatier» — с рисунками деталей цветка и плода К. И. Максимовича и предварительным названием *O. savatierii* n. sp.

5. *Omphalodes sericea* Maxim. 1872, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 17:453 (= *Trigonotis icumae* (Maxim.) Makino, 1906, Bot. Mag. Tokyo, 20:92).

Holotypus cum isotypo: Япония, о-в Кюсю, «Nagasaki, Yodzobo, ad rivulos in graminosis, 20 V [1 VI] 1863, [fl., fr.], Maximowicz».

По протологу: «Hab. in Kiusiu centrali prov. Bungo, ad pedem jugi Kundsho-san, ad rivulos in graminosis, prope pagum Yodzobo, initio Junii fl. c. fr. nond. plene maturo».

6. *Onosma potaninii* M. Pop. 1951, Not. Syst. (Leningrad), 15:288 (= *O. sinicum* Diels, 1900, Bot. Jahrb. Syst. 29:547).

Holotypus cum isotypis (2): Китай, Ганьсу, «China borealis: prov. Kansu occidentalis. Ad fl. Peishui, 19 VI 1885, [fl., fr.], G. N. Potanin».

По протологу: «China: prov. Kansu occidentalis, ad fl. Peishui, 19 I 1885, fl., fr. G. N. Potanin».

Примечание. Гербарные образцы голотипа и одного из изотипов помимо процитированной отпечатанной этикетки снабжены полевыми этикетками с более точной географией. Так, для голотипа приводится: «Цветы синие, встречаются и далее до Сигучена», что отмечено и в протологе, а для изотипа: «Долина р. Пейшуй между Такченом и Ли-чжа-пу. На сухой каменистой и глинистой почве». Разница в дате сбора на этикетке голотипа и в протологе, вероятно, объясняется опечаткой при публикации.

7. *Thyrocarpus fulvescens* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26:499.

Holotypus: Китай, Шэнси, «China: prov. Schensi supra Sin-an-fu, ad fl. Han, 16[28] III 1875, [fl., fr.], Dr. Piasezky».

По протологу: «Prov. Schensi Chinae occidentalis, ad fl. Han, supra oppidum Sin-an-fu (Piasezky)».

8. *Thyrocarpus glochidiatus* Maxim. 1880, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 26:499.

Holotypus: Китай, Ганьсу, «China: Kansu, 13[25] VI 1875, [fr.], Dr. Piasezky».

По протологу: «China occidentalis, prov. Kansu (Piasezky)».

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 96-04-497661).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грубов В. И. Введение // Растения Центральной Азии. М.; Л., 1963. Вып. 1. С. 5—69.

Zhu Ge-lin, Riedl H., Kamelin R. Boraginaceae // Flora of China. Missouri Bot. G. 1995. Vol. 16. P. 329—427.

Kodansha, Jamazaki T. Boraginaceae // Flora of Japan. 1993. Vol. 3a. P. 244—258.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 IX 2000

SUMMARY

Type specimens of 8 taxa of the family *Boraginaceae* (genera *Ancistrocarya*, *Bothriospermum*, *Eritrichium*, *Omphalodes*, *Onosma* and *Thyrocarpus*) described from China and Japan are cited. The lectotype of one taxon is designated.

УДК 582.59 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© Т. Г. Киселева, А. К. Тимонин

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОПЫЛЕНИЯ *ORCHIS MILITARIS* В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ МОРДОВИИ

T. G. KISSELEVA, A. C. TIMONIN. POLLINATION EFFICIENCY OF *ORCHIS MILITARIS* IN SOUTH-WEST MORDOVIA

У растений из исследованной ценопопуляции, испытывающей слабое антропогенное воздействие, в среднем только 18—25 % цветков завязывают плоды. Это значение очень близко к тому, что известно для многих орхидных тропической и умеренной зон, и едва ли может быть объяснено дефицитом опылителей в биотопе или редкостью их посещений. Нагрузка поллиниями опылителя и их выгрузка с опылителя на рыльце происходят в значительной степени независимо друг от друга.
Ключевые слова: *Orchis militaris*, опыление, Мордовия.

Orchis militaris L. по всему своему обширному ареалу встречается спорадически, причем во многих местах численность его имеет тенденцию снижаться, а многие локальные популяции исчезли вследствие антропогенного влияния. Существование локальной популяции любого вида обусловлено устойчивой репродукцией особей. Репродукция *O. militaris* обусловлена семенным размножением (Вахрамеева и др., 1995). Цветки этого вида облигатно аллогамны, поэтому завязывание семян зависит от эффективности взаимодействия с насекомыми-опылителями.

Начиная с классических наблюдений Ч. Дарвина (1950) за биологией опыления орхидных, в центре внимания исследователей был поиск у видов рода *Orchis* аттрактантов для опылителей (Knuth, 1899; Kugler, 1970; Фегри, Ван Дер Пэйл, 1982; Dafni, Ivri, 1981; Dafni, 1983, и др.). Оценки эффективности опыления *O. militaris* получены для немногих, далеко отстоящих друг от друга ценопопуляций (Дарвин, 1950; Farrel, 1985; Загульськiй, 1990; Вахрамеева и др., 1995). Эти оценки значительно различаются и, очевидно, не могут быть экстраполированы на все ценопопуляции, хотя именно знание эффективности опыления в конкретной популяции существенно для оценки ее состояния и перспектив сохранения.

Материал и методика

Эффективность опыления *Orchis militaris* изучалась в июне 1990 г. на территории биостанции Мордовского университета (Большеберезниковский р-н, 12 км южнее с. Симкино). Эффективность опыления данной популяции можно принять за естественную, поскольку она испытывала незначительное антропогенное воздействие вследствие удаленности от населенных пунктов, хозяйственной малоценности луга и отсутствия спроса на цветы.

Популяция была представлена двумя участками, занимающими низкие песчаные гривки среди заболоченного луга в пойме р. Сура, близ опушки пойменной дубравы. Плотность цветущих растений колебалась от 0.8 до 2.3 растений на квадратный метр. Первый участок приурочен к более мезофильному участку луга; цветущие орхидеи располагались группами по 3—5 особей и почти не возвышались над травяным покровом. Второй участок занимал более ксерический участок с невысоким и разреженным травостоем; здесь растения *O. militaris* располагались поодиночке и были хорошо заметны, возвышаясь над травостоем. Наряду с цветущими растениями в обеих зарослях имелись многочисленные вегетирующие экземпляры.

Эффективность опыления оценивали по проценту завязавшихся плодов от общего числа цветков в соцветии. Определяли высоту цветущих растений, число цветков на растении, число извлеченных опылителями поллиниев (засохшие элементы андроцея и гинецея, как и околоцветник, долго сохраняются на верхушке развивающегося плода, и число оставшихся in situ поллиниев можно легко подсчитать).

Статистическая обработка данных проведена при 95 %-ном уровне достоверности.

Результаты и обсуждение

Морфологические характеристики *Orchis militaris*, растущих на двух участках, приведены в табл. 1, 2. По высоте растений и числу цветков в колосе растения на втором участке в среднем достоверно превосходят растения первого участка заросли. Однако среднее количество плодов на одном растении в обоих случаях различаются недостоверно, а процент цветков, завязавших плод на втором участке, даже ниже, чем на первом (хотя различия статистически недостоверны).

Число цветков в соцветии слабо коррелирует с высотой растения в первой заросли (коэффициент корреляции $C = 0.56$) и сильнее — во второй ($C = 0.71$), а число завязавшихся плодов слабо или очень слабо коррелирует с числом цветков в соцветии ($C = 0.50$ для первой заросли и $C = 0.36$ — для второй).

Эффективность опыления растений *O. militaris* в исследованной популяции оказалась значительно ниже, чем в его популяциях на Волыно-Подолии (Загульськiй, 1990), и укладывается в пределы варьирования этого показателя или близко к его значениям для популяций Московской обл. (Вахрамеева и др., 1995) и Великобритании (Дарвин, 1950; Farrel, 1985). Низкая эффективность опыления, по-видимому, не свидетельствует о неблагополучном состоянии рассматриваемой популяции *O. militaris*. Например, известно, что в Крыму популяции родственного вида *O. purpurea* Huds. существуют вполне устойчиво, при том, что только 5—9 % цветков завязывают плоды (Назаров и др., 1991).

Сравнительно низкую эффективность опыления орхидей, как правило, связывают с низкой численностью опылителей (Schmidt, Antlfinger, 1989; Назаров и др., 1991)

ТАБЛИЦА 1

Морфологические характеристики *Orchis militaris* (I участок)

Показатель	Значение					
	минимальное	среднее	максимальное	мода	*SD*	C_V, %
Высота растения, см	19.5	29.9	42.5	28.5	5.5	18
Число цветков, шт.	10	26.8	43	20	7.4	28
Число плодов, шт.	0	6.5	23	4	4.8	74
Количество завязавшихся плодов, %	0	23.2	72.7	25.0	15.6	67

Примечание: Объем выборки — 57 растений. В табл. 1 и 2: *SD* — среднее квадратичное отклонение, C_V — коэффициент вариации.

ТАБЛИЦА 2

Морфологические характеристики *Orchis militaris* (II участок)

Показатель	Значение					
	минимальное	среднее	максимальное	мода	*SD*	C_V, %
Высота растения, см	20.5	34.0	45	26.5	6.6	19
Число цветков, шт.	18	38.8	78	35	12.5	32
Число плодов, шт.	0	7.3	25	2	6.1	84
Количество завязавшихся плодов, %	0	18.7	53.3	16.6	14.8	79

Примечание: Объем выборки — 35 растений.

ТАБЛИЦА 3

Числа опыленных цветков, %

Участок	Число цветков с		
	2 поллиниями in situ	1 извлеченным поллинием	2 извлеченными поллиниями
I	34	17	49
II	30	14	56

либо слабой посещаемостью цветков опылителями (Ackerman, 1983; Boland, Scott, 1991). Исходя из этого, следовало бы ожидать заметную положительную корреляцию между степенью заметности цветков и соцветий и процентом завязывания плодов. Однако у растений, развивавшихся в низком разреженном травостое и имевших более крупные соцветия (II участок), наблюдался меньший процент завязывания плодов. Эффективность опыления в исследованной нами популяции очень близка к таковой у орхидей других родов, обитающих в разных биотопах как умеренного, так и тропического климата (Ackerman, 1983; Schmidt, Antlfinger, 1989; Lampolahti, 1991; Boland, Scott, 1991). Вряд ли во всех случаях проявлялся одинаковый дефицит опылителей или их посещений. По-видимому, взаимоотношения между орхидными и их опылителями требуют дальнейшего изучения.

Около трети опыленных цветков сохраняли оба поллиния in situ, а у остальных были извлечены два или, реже, один поллиний (табл. 3). Следовательно, у *O. militaris* процесс передачи массул пыльцы на рыльце не сопряжен жестко с загрузкой опылителя поллиниями. Вероятно, что такая рассогласованность процессов перенесения пыльцы с опылителя на рыльце и из пыльника на опылителя также способствует снижению эффективности опыления данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вахрамеева М. Г., Загульский М. Н., Быченко Т. М. Ятрышник шлемоносный // Биологическая флора Московской области. М., 1995. Вып. 10. С. 64—74.

Дарвин Ч. Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми // Сочинения. Ч. Дарвин. М.; Л., 1950. Т. 6. С. 69—254.

Загульськiй М. Н. Мiсцезростання орхiдних у Вороняках (Волино-Подiлля, УРСР) // Укр. бот. журн. 1990. Т. 47. № 3. С. 60—63.

Назаров В. В., Никитин С. В., Денисова Л. В. О репродуктивной способности ятрышника пурпурного в Крыму // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола, 1991. С. 43—44.

Фегри К., Ван Дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 380 с.

Ackerman J. D. Euglossine bee pollination of the orchid, *Cochleanthus lipsombie*: a food source mimic // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 6. P. 830—834.

Boland J. T., Scott P. J. Ecological aspects of *Arethusa bulbosa*, *Calopogon tuberosus*, and *Pogonia ophioglossoides* (Orchidaceae) in Eastern Newfoundland. I. Flowering and fruiting patterns // Rhodora. 1991. Vol. 93. N 875. P. 248—255.

Dafni A. Pollination of *Orchis caspia* — a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families // J. Ecol. 1983. Vol. 71. N 2. P. 467—474.

Dafni A., Ivri Y. Floral mimicry between *Orchis israëlitica* Baumann et Dafni (*Orchidaceae*) and *Bellevalia flexuosa* Boiss. (*Liliaceae*) // Oecologia. 1981. Vol. 49. N 2. P. 229—232.

Farrel L. *Orchis militaris* L. (*O. galatica* Poir., *O. rivini* Gonan., *O. tephrosanthes* Willd. et Sw.) // J. Ecol. 1985. Vol. 73. N 3. P. 1041—1053.

Knuth P. A. Handbuch der Blütenbiologie. Bd II: Die bisher in Europa und im arktischen Gebiet gemachten blütenbiologischen Beobachtungen. T. 2: *Lobeliaceae* bis *Gnetaceae*. Leipzig, 1899. 705 S.

Kugler H. Blütenökologie. 2. Aufl. Stuttgart, 1970. XI+345 S.

Lampolahti Ja. T. Kimalaisorhon populaetiobiologia. Paroisilla 1989 // Luonnon Tutkija. 1991. T. 95. N 1-2. P. 56—60.

Schmidt J. M., Antlfinger A. E. The effect of pollination on seed morphology in a natural population of *Spiranthes cernua* (*Orchidaceae*) // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. N 6. Suppl. P. 139.

Московский государственный университет Получено 18 XII 1998

SUMMARY

Only about 18—25 per cent of the flowers bear fruits in the investigated *Orchis militaris* population under the low pressure of human activity. The values are compared to those in many tropical and temperate orchids and they can not be explained by deficiency of pollination vectors or by their rare flowers visiting. Transmission of the pollinia from the anthers to the vectors is mostly independent on that from the vectors to the stigmas.

УДК 581.412; 577.95 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© Е. В. Бобкова

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ И ОНТОГЕНЕЗ *ALNUS INCANA* (*BETULACEAE*) В ПОДЗОНЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

E. V. BOBKOVA. LIFE FORM AND ONTOGENY OF *ALNUS INCANA* (*BETULACEAE*) IN THE SUBZONE OF MIXED CONIFEROUS-BROAD-LEAVED FORESTS OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

Приведены результаты исследования жизненных форм и онтогенеза *Alnus incana*, которая характеризуется быстрым прохождением возрастных состояний, ранним плодоношением, небольшой длительностью онтогенеза, высокими темпами роста в прегенеративном периоде. Показаны особенности развития в онтогенезе особей нормальной и пожизненной жизненности. Описаны 5 вариантов жизненных форм: одноствольные, порослеобразующие, немногоствольные, многоствольные и куртинообразующие деревья. Ольху можно отнести к реактивным видам, но значительно меньшая семенная продуктивность снижает ее возможности быстрого освоения открытых пространств по сравнению с осиной и березой повислой.

Ключевые слова: *Alnus incana*, жизненные формы, онтогенез, хвойно-широколиственный лес.

Изучение онтогенеза и разнообразия жизненных форм растений позволяет более точно оценить роль конкретного вида в сообществе и прогнозировать направление и темпы сукцессий. Онтогенез большого числа видов деревьев широколиственных и хвойных лесов изучен ранее (Заугольнова, 1974; Вахрамеева, 1975; Чистякова, 1979, 1987; Буланая, 1985; Полтинкина, 1985; Диагнозы..., 1989, и др.). Объектом данного исследования была выбрана ольха серая *Alnus incana* (L.) Moench.

Задачей работы было описание вариантов жизненных форм и онтогенеза ольхи серой в хвойно-широколиственных и хвойных лесах европейской части России.

Материал и методика

Полевой материал был собран в 1994 и 1995 гг. в окрестностях г. Дубны Московской обл., на участках с нарушенным в ходе проведения строительных работ и при прокладке дорог растительным и почвенным покровом. В 1997 г. — в окрестностях с. Крутицы Старицкого р-на Тверской обл. в долине р. Волги на берегах ручьев, на заброшенных пашнях, покосах и в рубленных лесах. В 1998 г. материал собирали в Национальном парке «Смоленское поозерье» на участках пашен, заброшенных в военные годы и заросших елью с ольхой или сосной с ольхой; а также в старовоз-

растном широколиственном лесу на участках, освободившихся после отмирания и вывала деревьев первого яруса.

Выделение и описание онтогенетических состояний и уровней жизненности (Воронцова и др., 1987) выполняли по методике, разработанной для лиственных деревьев (Заугольнова, 1969; Вахрамеева, 1975; Чистякова, 1979; Полтинкина, 1985; Диагнозы..., 1989).

При описании жизненных форм была использована классификации А. А. Чистяковой (1978). Ольха серая образует разные жизненные формы: одноствольные (семенные и вегетативные) и многоствольные (компактные и диффузные) деревья, поэтому необходимо было определить структурные особенности каждого объекта исследования. В данной работе по примеру описанных ранее лиственных деревьев (Чистякова, 1978; Попадюк и др., 1994) каждое новообразование, возникающее из придаточной почки на корне, из почки на ксилоризоме или из спящей почки в основании ствола, было названо особью вегетативного происхождения или раметой (Harper, 1977). Множество вегетативных потомков, возникших на основе одной особи семенного происхождения, рассматриваются нами как клональная колония (Грант, 1961). Онтогенетическое (возрастное) состояние и жизненность исследовали у одноствольной особи семенного происхождения и каждого вегетативного потомка отдельно.

Были измерены и проанализированы несколько десятков экземпляров ольхи серой каждого онтогенетического состояния (за исключением старых генеративных и сенильных, поскольку немногие растения доживают до этих возрастных состояний). Первоначальные этапы формирования проростков ольхи серой изучались при проращивании семян в лабораторных условиях. Проростки с уже развитыми настоящими листьями были найдены в естественных условиях. Так как сбор материала проводили до окончания периода роста в высоту, то измеряли среднегодовые приросты главных и боковых ветвей предыдущего года. Абсолютный (календарный) возраст растений определяли по числу годичных приростов главной оси или по годичным кольцам на кернах. Точное определение возраста по годичным слоям у ольхи затруднено, так как в древесине наряду с истинными годичными слоями есть ложные, возникающие в результате нескольких (2—3) периодов роста за один вегетационный период. Ранняя сердцевинная гниль еще больше затрудняет подсчет годичных колец.

У ольхи выделены и измерены особи нормальной и пониженной жизненности. К группе растений с нормальной жизненностью были отнесены как особи, произрастающие в насаждении, так и одиночные особи на хорошо освещенных местах. Особи низкой жизненности были обнаружены только в компактных клонах.

Результаты и обсуждение

Особенности вегетативного размножения и жизненные формы *Alnus incana*

В последние десятилетия появилось много работ, посвященных изучению жизненных форм и архитектурных моделей древесных видов (Чистякова, 1978; Дервиз-Соколова, 1982; Истомина, 1992; Halle et al., 1978). Разные жизненные формы древесных видов образуются в результате вегетативного разрастания и размножения. Вегетативное разрастание ольхи серой осуществляется за счет развития поросли из спящих почек в базальной части ствола и на ксилоризомах, а также в результате образования придаточных почек на корнях (Петров, 1968).

Развитие поросли в основании ствола и образование компактных немного- или многоствольных деревьев. Спящие почки в основании ствола начинают пробуждаться у ольхи серой в средневозрастном генеративном состоянии, с началом старения материнской особи. Однако не все растения ольхи серой образуют поросль, найдены растения в старом генеративном и сенильном

состоянии без живой поросли и каких-либо следов отмерших побегов в основании ствола.

В первые годы жизни порослевые побеги значительно прирастают в длину (до 20—50 см), но из-за недостатка света под пологом материнской особи с хорошо развитой кроной бо́льшая часть годичного прироста усыхает на следующий год, побег часто перевершинивается. В дальнейшем вегетативное потомство выглядит угнетенным: тонкий извилистый стволик, редкая крона, образованная не только из почек регулярного возобновления, но и из спящих почек верхней части стволика. Приросты стволика в толщину очень небольшие — 1—2 мм в год. Если порослевое потомство не имеет возможности развиваться, оно отмирает через 2—7 лет и сменяется новым из спящих почек в основании материнского ствола.

Порослевые экземпляры обычно отмирают в имматурном состоянии после многократного перевершинивания, но если крона материнской особи к этому времени сильно изреживается или начинает отмирать, то они могут достичь виргинильного состояния. Однако виргинильные порослевые растения обычно уже в 16—20-летнем возрасте поражаются сердцевинной гнилью, не могут длительно существовать и отмирают в возрасте 30—45 лет. Единичные экземпляры переходят в генеративную стадию.

При механических повреждениях или при повреждениях заморозками спящие почки ольхи серой пробуждаются во всех состояниях, начиная с ювенильного. Спящие почки в основании стволиков молодых растений особенно активно пробуждаются после скусывания верхушек побегов животными или подкашивания и рубки молодых деревьев. Вновь возникшие побеги оказываются примерно в равных условиях, и если освещения достаточно, то возникает многоствольное образование из сближенных рамет. Общая крона такого многоствольного образования подобна кроне семенной одноствольной особи. В условиях недостатка света поросль обычно погибает.

В зависимости от условий освещения развиваются разные варианты компактных жизненных форм. При недостатке света раметы, постоянно возникающие из спящих почек в основании ствола, не могут достичь взрослого состояния и сформировать ствол и крону. Они постоянно обновляются и в результате длительно существует порослеобразующее дерево. В условиях достаточного освещения раметы достигают взрослого состояния и образуются жизненные формы немного- или многоствольных деревьев.

Развитие вегетативных потомков из спящих почек на ксилоризомах и из придаточных почек на корнях и формирование диффузных клональных колоний. Придаточные почки на корнях и спящие почки на ксилоризомах обычно начинают развиваться у генеративных особей. Единичные корневые отпрыски были найдены у виргинильных особей, произраставших на открытых участках. В затенении поросль на корнях и ксилоризомах образуется одинаково часто, в хорошо освещенных местах преобладают корневые отпрыски.

По нашим наблюдениям, поросль на ксилоризомах у ольхи серой удалена от материнских стволов на 70—100 см, а поросль на корнях — на расстояние до 2—5(7) м. Поросль на ксилоризомах (рис. 1, *А*) и корневые отпрыски (рис. 1, *Б*) через несколько лет (2—3 года) формируют собственную корневую систему и развиваются аналогично семенным растениям.

При сильном затенении образуются густые поросли «щетки» на ксилоризомах (10—30 рамет). Корневая поросль в условиях затенения располагается немногочисленными группами, при достаточном освещении корневые отпрыски единичные. Многочисленные вегетативные особи высотой 15—70 см при недостатке света засыхают через 2—5(7) лет.

Совокупность рамет, возникших на корневых отпрысках и ксилоризомах, образует клональную колонию, которая состоит из материнской особи (обычно средневозрастной генеративной) и множества ювенильных и имматурных рамет. При достаточном освещении часть рамет достигает виргинильного или молодого генера-



Рис. 1. Поросль из почек на ксилоризоме (*А*) и на корне (*Б*) *Alnus incana.*

тивного состояния. После старения и гибели материнской особи или при механическом повреждении подземных побегов и корней клональная колония распадается на автономные части.

Таким образом, вне зависимости от морфологической природы рамет (из спящих почек на ксилоризомах или из придаточных почек на корнях) у ольхи серой можно выделить только один вариант диффузных жизненных форм — куртинообразующее дерево.

Эколого-ценотическая приуроченность вариантов жизненных форм

Одноствольные, немногоствольные жизненные формы и куртинообразующие деревья (рис. 2), представленные клональной колонией с единичными корневыми отпрысками, встречаются на открытых и хорошо освещенных участках: заброшенных полях, свежих обнажениях субстрата и пр. Ухудшение условий освещенности, вызывая бурный процесс образования поросли на ксилоризомах (в меньшей степени на корнях), обусловливает преобладание куртинообразующих деревьев; такой вариант



Рис. 1 (*продолжение*).

жизненной формы встречается в разреженных лесах. Компактные жизненные формы: порослеобразующие и многоствольные деревья — наиболее часто обитают в сомкнутых древостоях.

Естественное вегетативное разрастание и размножение происходят при старении ольхи или в условиях затенения, но они не обеспечивают поддержания ценопопуляций, так как затенение вызывает угнетение и массовое отмирание поросли. Ольха серая интенсивно разрастается и размножается вегетативно при различного рода повреждениях, что способствует повышению устойчивости вида в ценозах, удержанию занятой территории и возобновлению в местах, где семенное размножение затруднено или невозможно.

Онтогенез одноствольного дерева ольхи серой (*Alnus incana*)

Одноствольные особи ольхи серой в ювенильном—виргинильном возрастных состояниях чаще всего встречались на открытых и хорошо освещенных участках, редко — в менее освещенных. Во взрослом виргинильном—среднем генеративном

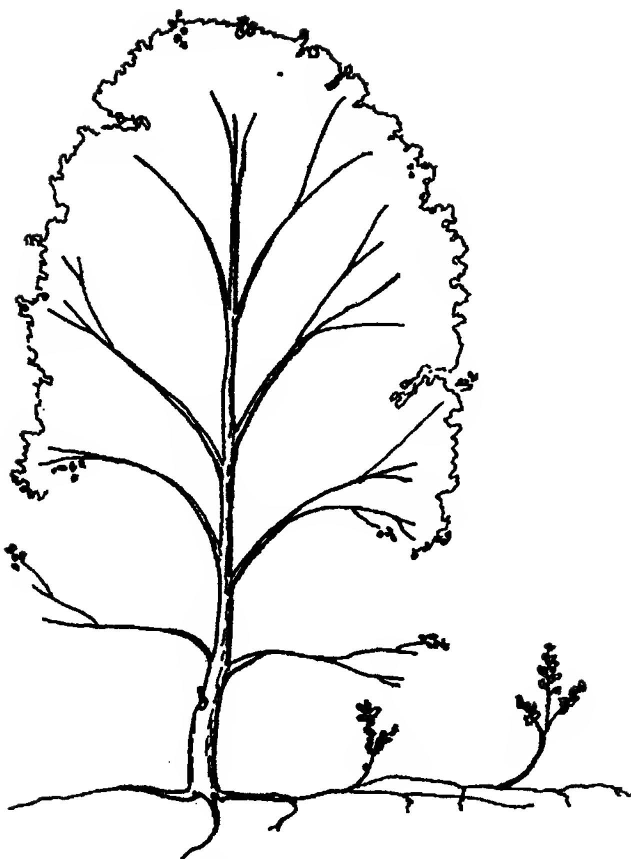


Рис. 2. Куртинообразующее дерево *Alnus incana.*

состояниях одноствольные растения встречались на открытых местах и в древостоях. Старые генеративные и сенильные особи были найдены на открытом месте.

Плоды. Семя ольхи серой маленькое (1—2 мм в ширину и 1.5—3.0 мм в длину), треугольной формы, сплющенное, окрыленное (крылатки шириной 0.7—1.1 мм). Цвет семени светло-коричневый. Семена опадают в октябре—феврале. Основная масса семян прорастает на следующий год. Максимальная длительность сохранения всхожести у семян серой ольхи не установлена.

Проростки (всходы) (*pl*). В естественных условиях прорастание обычно происходит в конце апреля—июле в зависимости от погодных условий и условий произрастания. Проростки ольхи серой встречались только на нарушенных и лишенных растительности местообитаниях: на отвалах карьера, на свежих насыпях вдоль дорог, на оползших краях оврагов, в лесу и на покосах — на почвенных выбросах роющих животных, по берегам водоемов — на свежих аллювиальных наносах.

Всходы дружные, но требовательны к условиям освещения. Хорошее освещение — необходимое условие успешного приживания проростков ольхи серой. Под пологом леса только однажды были найдены особи ольхи семенного происхождения в окне площадью 5×5 м, в остальных случаях всходы встречались только на открытых пространствах.

Прорастание семян надземное, в посеве семена прорастают через 5—7 дней. Сначала появляется гипокотиль длиной от 5 до 7 мм. Еще через 2—3 дня образуются 2 мелкие овальные семядоли длиной 1.5—2 мм и шириной 0.5—0.7 мм, затем зародышевый корешок (3—5 мм). Семядоли могут сохраняться до глубокой осени.

В естественных условиях к концу вегетационного сезона длина побега достигает 1.5—5.0 см (рис. 3, *А*). Семядоли мелкие, овальные, 3—4 мм длины и 2.5—3.0 мм ширины, черешки семядолей короткие, гипокотиль красноватый, опушенный. Первые листья широкояйцевидные или широкоовальные с заостренной верхушкой, сердцевидным основанием, по краю пильчато-зубчатые, сильно опушены, матовые снизу, серо-зеленые сверху, с боковыми жилками, которые выдаются снизу. Длина листьев 0.7—1.5 см, ширина — 0.5—1.5 см. Главный корень к концу первого года жизни имеет длину 3—5 см и образует боковые разветвления до 3-го порядка. Семядоли усыхают и опадают в год прорастания семян или на следующий год после перезимовки.

Ювенильные растения (*j*). В этом состоянии особь ольхи серой нормальной жизненности имеет неветвящийся побег высотой 3—50 см диаметром 1—5 мм и образует годичные приросты длиной 10—20(50) см. Побег несет на себе 3—11 листьев (рис. 3, *Б*). Верхние листья по форме похожи на листья взрослых растений, но с меньшим числом зубчиков (7—11), у нижних листьев 5 зубчиков. 2 нижних листа быстро засыхают и опадают. Корневая система проникает в почву до глубины 20 см. Главный корень достигает 10—40 см в длину. Длительность пребывания растений нормальной жизненности в ювенильном состоянии составляет 1—2 года.

У ювенильных особей пониженной жизненности годичные приросты не превышают 3—4 см, высота побегов достигает от 1.2 до 20 см, диаметр — 1—3 мм. Длина главного корня от 3 до 25 см. Верхняя часть годичного прироста постоянно отмирает, побеги несколько раз перевершиниваются и, если освещенность не улучшается, отмирают через 2—5 лет.

Имматурные растения (*im*). Имматурные растения (рис. 3, *В*) — это деревца, у которых начинает развиваться крона. Растения имеют небольшие размеры (см. таблицу), листья полувзрослого типа с 11 зубчиками, их крона состоит из небольшого числа слабо разветвленных боковых ветвей (порядок ветвления 2—4). Нижние веточки (чаще всего это побеги с укороченными междоузлиями) усыхают, но сохраняются на стволике. Радиус кроны 7—110 см (у растений нормальной жизненности) и 2—60 см (у растений пониженной жизненности). Годовые приросты главной оси растений нормальной жизненности 20—30 см. Максимальные приросты могут достигать 50—70 см. У особей пониженной жизненности приросты значительно меньше (см. таблицу). Главный корень достигает длины 40—100 см (у растений нормальной жизненности) и 3—60 см (у растений пониженной жизненности). Ольха серая нормальной жизненности может находится в этом состоянии до 2—10-летнего возраста, пониженной — до 11—15-летнего. Недостаток света вызывает отмирание нижних ветвей и пробуждение у некоторых растений пониженной жизненности спящих почек, находящихся ниже живых ветвей второго порядка. По длине приростов, числу порядков ветвления и степени сформированности кроны особи этого возрастного состояния делят на 2 подгруппы: im_1 и im_2 (см. таблицу).

Виргинильные (взрослые вегетативные) растения (*v*). В этом состоянии у ольхи серой самые большие годовые приросты главной и боковых осей (см. таблицу) сформированы хорошо выраженный ствол и крона. Стволик в своем развитии обгоняет ветви и четко выделяется среди них, листья взрослого типа. Порядок ветвления осей 4—6. Высота ствола и форма кроны зависят от условий, в которых находится растение. На открытых, хорошо освещенных местах нижние ветви ольхи нормально развиваются, поэтому у таких растений крона начинается низко (см. таблицу). При небольшом затенении ветви первых лет жизни отмирают и ствол очищается от них. Форма кроны пирамидальная с острой вершиной. Высота ствола у растений нормальной жизненности 2—8 м, диаметр у основания 3—11 см, радиус кроны 60—270 см (рис. 3, *Г*). У растений пониженной жизненности приросты и размеры меньше (см. таблицу). У них перевершиниваются побеги кроны, а в базальной части ствола начинают формироваться побеги из спящих почек. Растения пониженной жизненности находятся в этом возрастном состоянии до 15—20(28)-летнего возраста.

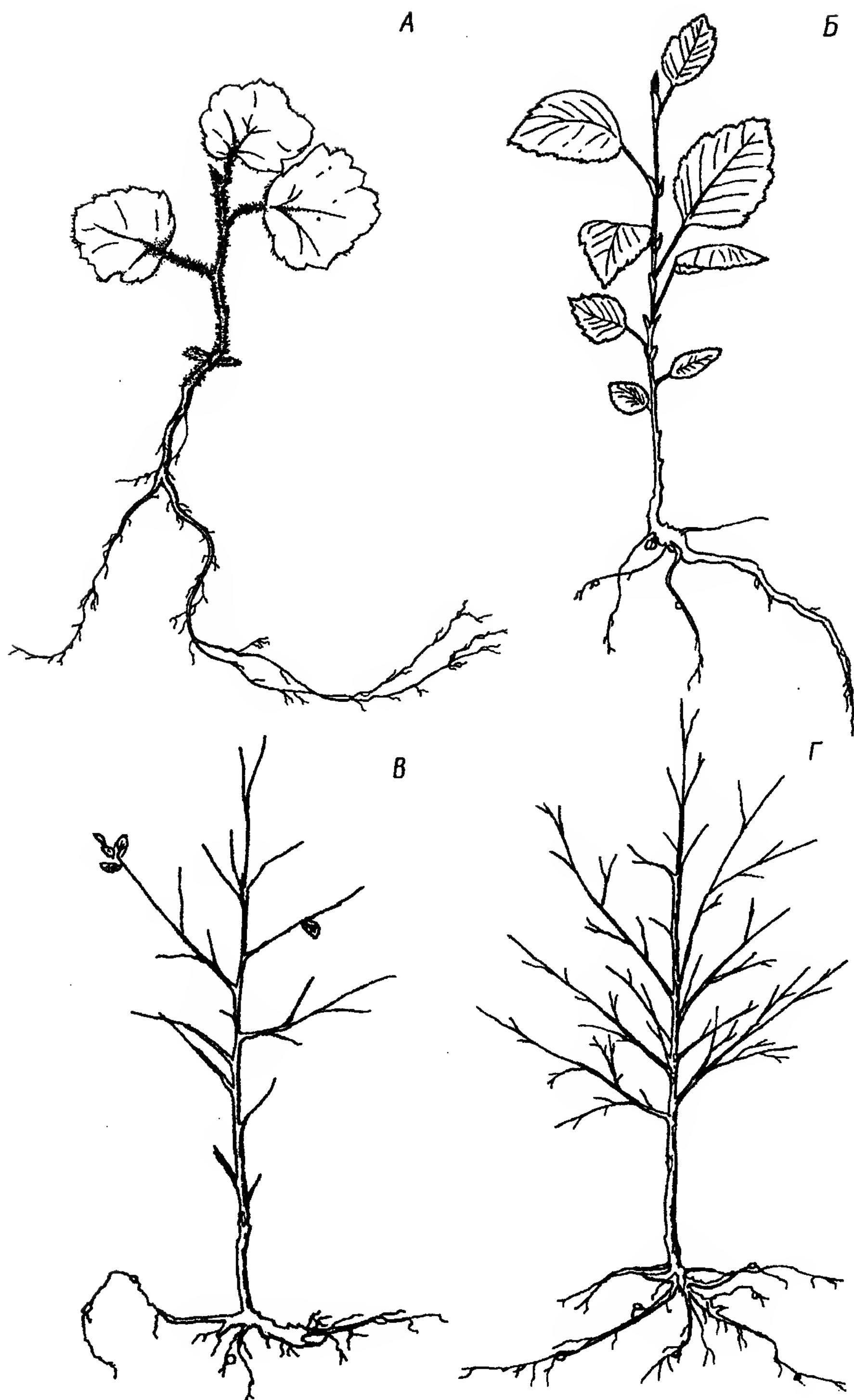


Рис. 3. Онтогенез одноствольного дерева *Alnus incana*.

А — проросток; растения: *Б* — ювенильное, *В* — имматурное, *Г* — виргинильное.

По степени разветвленности и темпам роста виргинильные растения делятся на 2 подгруппы: v_1 и v_2 (см. таблицу).

Молодые генеративные растения (g_1). Большие приросты главной и боковых побегов, быстрое развитие приводят к раннему плодоношению особей ольхи серой. По нашим наблюдениям семенные экземпляры нормальной жизненности на открытых пространствах и в благоприятных условиях плодоносят с 8—10 лет, а корневые отпрыски (в аналогичных условиях) — немного раньше; так, была найдена 7-летняя особь с 3 женскими соцветиями. Растения пониженной жизненности вступают в генеративное состояние в более поздний период (см. таблицу).

У молодых генеративных растений цветение и плодоношение нерегулярны и необильны. Большинство побегов остаются вегетативными. Генеративных побегов мало, они располагаются в верхней части кроны. Число женских сережек от трех штук до нескольких тысяч. Максимальная семенная продуктивность 60—100 тыс. семян на особь.

Промеры расстояний на зарастающих полях показали, что семена ольхи разносятся ветром на небольшое расстояние (50—70 м от плодоносящих особей). Это снижает возможности ее расселения на открытые пространства по сравнению с такими пионерными видами, как береза, ива, осина.

Высота деревьев нормальной жизненности от 2.5 до 10.0 м. Толщина ствола 6—15 см. Крона островершинная, пирамидальная или овальная, радиус — 140—300 см; начинается на высоте 0.7—3.5 м от уровня почвы. Порядок ветвления 6—7.

Особи пониженной жизненности достигают 3—8 м высоты и 4—11 см в диаметре у основания ствола. Ствол очищается от нижних ветвей до высоты 1.5—3.0 м. Радиус кроны сильно варьирует (70—300 см). Начинают отмирать ветви в кроне и побеги, образовавшиеся из спящих почек базальной части ствола и боковых ветвей.

В начале возрастного состояния годичные приросты ствола в длину больше, чем у боковых ветвей; в конце — приросты ствола уменьшаются.

Средневозрастные генеративные растения (g_2). Растения в этом возрастном состоянии обильно плодоносят. Генеративные побеги располагаются в верхней и средней частях кроны. Приросты ствола по диаметру не уменьшаются. Прирост ствола в высоту (20—30 см) меньше, чем в молодом генеративном. Порядок ветвления увеличивается до 7—8.

Высота растений нормальной жизненности 7—15 м, диаметр ствола у основания 13—28 см. Крона начинается на высоте 1.0—3.5 м от поверхности почвы, ее радиус достигает 200—450 см. В это время пробуждаются спящие почки в нижней части ствола. Возраст особей 15—36 лет.

Растения пониженной жизненности меньше по размерам (см. таблицу). В кроне есть отмершие ветви, начинает формироваться вторичная крона. Изученные особи ольхи серой пониженной жизненности были 35—50-летними. Максимальный возраст не удалось установить из-за потемнения и гнили сердцевины. Часть растений пониженной жизненности отмирает в этом возрастном состоянии.

Старые генеративные растения (g_3). Рост ствола в высоту почти прекращается, диаметр ствола продолжает увеличиваться. В этом возрастном состоянии ольха продолжает цвести и плодоносить, но нерегулярно и необильно. В кроне начинают отмирать крупные ветки и формируется вторичная крона. Высота деревьев ольхи серой нормальной жизненности 8—18 м, диаметр у основания 17—38 см. Вторичная крона редкая, располагается на высоте 2—4 м. Радиус кроны достигает 260—520 см. Старые генеративные деревья нормальной жизненности живут примерно до 60 лет. Более точному определению возраста препятствует потемнение древесины ствола. В конце старого генеративного состояния засыхает не только большинство ветвей первичной кроны, но и верхняя часть ствола вследствие сердцевинной гнили. Бóльшая часть растений вываливается или обламывается на высоте 3—6 м. Лишь единичные особи переходят в следующее возрастное состояние.

Высота растения пониженной жизненности 8—13 м, диаметр ствола 16—30 см, крона начинается на высоте 2—6 м, радиус кроны 160—380 см. Процессы старения

Биометрические показатели *Alnus incana* в разных возрастных состояниях

Возрастное состояние	Жизненность	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр у основания, см	Радиус кроны, см	Высота прикрепления кроны, м	Порядок ветвления	Среднегодовой прирост в высоту, см	Среднегодовой прирост боковых ветвей, см
pl	н.	2—3 мес.	0.015—0.05	—	—	—	1	1—5	—
j	н.	1—2	0.03—0.5	0.1—0.5	—	—	1	10—20 (50)	—
j	п.	2—5	0.015—0.2	0.1—0.3	—	—	1	3—4	—
im_1	н.	2—5	0.2—1.7	0.3—2	7—43	0.1—0.5	2—3	20—30 (60)	7—14 (30)
im_1	п.	3—10	0.1—1.2	0.1—1.5	2—20	0.1—0.6	2—3	5—7	1—4
im_2	н.	4—10	1.5—3	2—4.5	30—110	0.2—1	3—5	30—50 (70)	20—40 (55)
im_2	п.	9—15	0.7—2	1—2.5	10—60	0.7—1.5	3—4	10—15	5—9
v_1	н.	5—11	2—5	3—6.5	60—190	0.4—2	4—5	40—60 (110)	30—50 (80)
v_1	п.	15—25	1.3—3.5	2—4.5	30—80	0.7—2	4—5	13—17	10—13
v_2	н.	6—15	2—8	5—11	90—270	0.5—2.5	5—6	50—70 (130)	40—50 (85)
v_2	п.	16—28	2.5—6	3—9	50—130	1—3	5—6	15—20	11—16
g_1	н.	8—20	2.5—10	6—15	140—300	0.7—3.5	6—7	30—40 (90)	16—30 (42)
g_1	п.*	25—40	3—8	4—11	70—300	1.5—3	6—7	10—15	4—9
g_2	н.	15—36	7—15	13—28	200—450	1—3.5	7—8	20—30 (50)	30—55
g_2	п.*	35—50	6—10	9—20	90—320	2—4	7—8	—	5—11
g_3	н.*	25—60	8—18	17—38	260—520	2—4	7—8	—	5—10
g_3	п.*	45—50	8—13	16—30	160—380	2—6	7—8	—	—
s	п.*	60	6—9	18—29	100—240	1—2	—	—	—

Примечание. Жизненность: н. — нормальная, п. — пониженная; * — потемнение и гниль ствола препятствуют определению предельного возраста. Для среднегодовых приростов в скобках приведены максимальные приросты у растений на открытых участках. Возрастное состояние: *pl* — проростки (всходы), растения: *j* — ювенильные, *im* — имматурные, *v* — виргинильные (взрослые вегетативные), *g* — генеративные, *s* — сенильные.

выражены сильнее: ствол поражен гнилью, бо́льшая часть первичной кроны и верхушка усыхают, формируется вторичная крона. Растения пониженной жизненности отмирают в этом возрастном состоянии.

Сенильные растения (*s*) имеют, как правило, сухую или сломленную верхушку, высота живой части 6—9 м, диаметр ствола у основания 18—29 см. Растения имеют только небольшую вторичную крону, сформированную из спящих почек средней или базальной части ствола, поэтому зона ветвления находится внизу (крона начинается на высоте 1—2 м от уровня почвы). Живая древесина сохраняется по периферии ствола, бо́льшая ее часть сгнивает. Особи ольхи серой редко доживают до этого состояния.

Заключение

У ольхи серой можно выделить компактные и диффузные жизненные формы, представленные 5 вариантами: одноствольные, порослеобразующие, немногоствольные, многоствольные и куртинообразующие деревья.

По набору вариантов жизненных форм ольха серая наиболее близка к таким видам, как липа сердцевидная, клен полевой, черемуха обыкновенная (Попадюк и др., 1994). Но в отличие от них ольха не выдерживает длительного затенения, у нее не найдена жизненная форма факультативного стланика.

При сравнении количественных и качественных параметров изученных ранее лиственных деревьев и ольхи выявлено, что для данного вида характерно быстрое прохождение возрастных состояний (особенно в прегенеративном периоде), раннее начало плодоношения, небольшая длительность онтогенеза, большие темпы роста в высоту в прегенеративном периоде. По перечисленным признакам ольха серая сравнима с изученными пионерными (реактивными) видами — осиной и березой повислой. Однако она отличается значительно меньшей семенной продуктивностью, что снижает ее возможности быстрого освоения открытых пространств.

Способность фиксировать атмосферный азот позволяет ольхе серой осваивать антропогенно нарушенные местообитания с обедненным субстратом (пашни со смытым почвенным покровом и пр.) и опережать другие виды, в том числе и реактивные, в росте и развитии.

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность за оказанную помощь проф. О. В. Смирновой, а также М. М. Шовкун, Е. И. Киричок, Т. Ю. Бобкову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буланая М. В. Онтоморфогенез черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) // Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений. Саратов, 1985. С. 98—105.

Вахрамеева М. Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний клена остролистного // Вестн. МГУ. Сер. 6. 1975. № 6. С. 116—119.

Воронцова Л. И., Гатцук Л. Е., Чистякова А. А. Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляций // Подходы к изучению ценопопуляций и консорций. М., 1987. С. 2—24.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1961. 528 с.

Дервиз-Соколова Т. Г. Жизненные формы ив северо-востока СССР // Бот. журн. 1982. Т. 69. № 7. С. 975—982.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники. М., 1989. 105 с.

Заугольнова Л. Б. Онтогенез и возрастные спектры популяций ясеня обыкновенного в фитоценозах лесной и лесостепной зон: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 21 с.

Заугольнова Л. Б. Ясень обыкновенный // Биологическая флора Московской области. М., 1974. Вып. 1. С. 142—159.

Истомина И. И. Квазисенильность и ее роль в жизни древесных растений: Автореф. дис. .. канд. биол. наук. М., 1992. 222 с.

Петров В. В. К биологии размножения серой ольхи корневыми отпрысками // Бюл. МОИП Отд. биол. 1968. Т. 73. Вып. 3. С. 86—90.

Полтинкина И. В. Онтогенез, численность и возрастной состав ценопопуляций клена полевого в широколиственных лесах европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985 Т. 90. Вып. 2. С. 79—88.

Попадюк Р. В. и др. Восточноевропейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.

Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном разрастании липы сердцевидной // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 2. С. 129—137.

Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85—98.

Чистякова А. А. Поливариантность онтогенеза и типы поведения деревьев широколиственных лесов // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 39—43.

Halle F., Oldeman R. A., Tomlinson P. B. Tropical Trees and Forests. Berlin; Heidelberg; New York, 1978. 441 p.

Harper J. L. Population biology of plant. L.; New York, 1977. 892 p.

Пущинский государственный университет
E-mail: bobkov@venus.iteb.serpukhov.su

Получено 10 III 199?

SUMMARY

Ontogeny of grey alder (*Alnus incana*) specimens with normal and reduced vitality were studied. Five varieties of a life form are described. Characteristic of *A. incana* are rapid succession of ontogeny stages, high growth rate during early pregenerative period and early fertility. The grey alder belongs to pioneer species though its small seed quantity diminishes the possibility of its rapid invasion into new sites.

УДК 581.524 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© А. Т. Загидуллина

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SYLVESTRIS* НА ВЫРУБКАХ РАЗНОЙ ДАВНОСТИ

A. T. ZAGHIDULLINA. SPATIAL PATTERN OF *PINUS SYLVESTRIS* POPULATIONS FORMED ON LOGGED LANDS OF DIFFERENT AGE

Для изучения пространственной организации ценопопуляций сосны обыкновенной, сформированных на месте сплошных вырубок разной давности, использован анализ второго порядка. С помощью этого метода изучено точечное распределение особей, дана оценка взаимосвязи между распределениями взрослых деревьев. Показано, что в молодых древостоях размещение особей имеет групповой характер; зрелые древостои характеризуются случайным, а старовозрастные — близким к регулярному типом распределения. Возобновление размещается группами и приурочено к «окнам» полога.

Ключевые слова: ценопопуляции, пространственная организация, вырубки, *Pinus sylvestris*.

Размещение растений в пространстве во многом определяет структуру фитоценозов и проясняет многие процессы, происходящие в растительных сообществах. Этим объясняется глубокий интерес исследователей к изучению рисунка распределения особей в сообществах. Для анализа размещения растений используются 2 основных подхода. Первый заключается в подсчете числа особей на пробной площади или ближайших к случайной точке. При втором подходе измеряются расстояния между соседними особями. Распределения, построенные на основе полученных данных.

равниваются с теоретическими случайными распределениями. Достоверные отличия между эмпирическими и теоретическими распределениями позволяют сделать вывод о неслучайном размещении особей (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969; Ипатов, Тархова, 1975).

Растительные сообщества обладают сложной иерархической организацией. Таким же свойством обладают и элементы, их составляющие, например ценопопуляции древесных растений в лесных фитоценозах. При изменении уровня разрешения в ходе анализа пространственного строения сообществ (так же, как и их элементов) выявляются разные рисунки размещения особей (Wiens, 1989). Можно выделить такие масштабы (уровни разрешения), на которых выявляется наибольшая гетерогенность распределений растений (Грейг-Смит, 1967). Поэтому важным этапом изучения пространственного строения растительных сообществ является анализ рисунка размещения особей, выявляющийся на разных уровнях разрешения (Getis, Franklin, 1987).

Задачей данной работы является многомасштабная характеристика пространственной организации древостоя и возобновления в условно-одновозрастных сосняках, сформировавшихся на месте сплошных вырубок. В рамках этой задачи требуется разрешить следующие вопросы: 1) в какому типу (случайному, регулярному, групповому) следует отнести распределения возобновления и взрослых деревьев; 2) каков масштаб наибольшей гетерогенности данных распределений; 3) как связаны пространственные распределения древостоя старших поколений и возобновления.

Для этой цели мы выбрали метод, базирующийся на K-функции Рипли (анализ второго порядка), позволяющий исследовать двумерные точечные распределения для серии последовательно увеличивающихся масштабов (Ripley, 1981). B. D. Ripley (1976, 1981) было дано строгое математическое обоснование анализа второго порядка. P. J. Diggle, J. Besag (1977) предложили использовать тест Монте-Карло для статистической проверки случайности исследуемых пространственных распределений.

Анализ второго порядка неоднократно применялся для изучения пространственного строения лесных сообществ. В рамках апробации метода Ripley (1976) показал, что распределение подроста секвойи имеет групповой характер. A. Getis, J. Franklin (1987) использовали модификацию анализа второго порядка при обработке данных аэрофотосъемки древостоя *Pinus ponderosa*, исследовав распределение деревьев на разных уровнях разрешения. Для высокого уровня масштаба (порядка гектара) им удалось выявить групповой характер строения древостоя. С использованием анализа второго порядка J. Szwagrzyk (1990), J. Szwagrzyk, M. Czerwczak (1993) изучили строение смешанных умеренных лесных сообществ отдельно по разным видам деревьев. Согласно их результатам, на локальном уровне масштаба распределение особей оказывается промежуточным между регулярным и случайным. При увеличении уровня разрешения авторы обнаружили гетерогенность в размещении особей разных видов.

Следуя обзору Szwagrzyk, Czerwczak (1993), в котором приведены результаты анализа второго порядка, выполненного разными авторами во взрослых древостоях, распределения деревьев разных пород на локальном уровне разрешения (до 15—20 м) имеют регулярный или случайный характер, а на более высоком уровне масштаба (свыше 30 м) проявляется групповой тип распределения особей. Возможно, это общие закономерности пространственной организации зрелых древостоев. Однако эти результаты нельзя распространить на размещение подроста. В силу небольших размеров и более высокой численности молодых особей гетерогенность их распределения может быть выявлена и на локальном уровне разрешения (Szwagrzyk, 1990).

Смысл анализа второго порядка заключается в проверке гипотезы о случайности пространственного точечного распределения путем оценки доли тех пар точек, расстояние между которыми не превосходит некоторой заданной дистанции (Getis, Franklin, 1987). Для n особей на квадратном участке площадью A значение K-функции Рипли для некоторой дистанции d оценивается по формуле

$$\tilde{K}(d) = \frac{1}{\lambda} \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \frac{\delta_{ij}(d)}{(n-1)}, \; i \neq j, \qquad (1)$$

$$\delta_{ij}(d) = 1, \text{ если } d_{ij} \leq d; \; \delta_{ij}(d) = 0, \text{ если } d_{ij} > d,$$

где d_{ij} — дистанция между особями i и j, $\lambda = n/A$ (плотность особей на участке). Функция $K(d)$ в виде $\lambda K(d)$ может рассматриваться как ожидаемое количество особей в пределах дистанции d от точки i, для которой производится оценка. Если распределение является случайным, то $K(d)$ принимает значение $\pi d2$.

J. E. Besag (цит. по Ripley, 1977) предложил более удобную линеаризованную модификацию K-функции Рипли, имеющую вид

$$\tilde{L}(d) = \sqrt{\tilde{K}(d)/\pi d}. \qquad (2)$$

Для случайного Пуассоновского распределения данная функция $L(d)$ принимает значение d. Если пространственное распределение особей групповое (кластерное), то $L(d)$ принимает значения бóльшие, чем величина d, ожидаемая при Пуассоновском распределении. В противном случае при регулярном распределении особей оценка $L(d)$ оказывается меньше ожидаемого значения d.

Очевидно, часть особей на квадратном участке оказывается расположенной достаточно близко к границе (или границам) пробной площади, что может исказить значения $L(d)$. Пограничная коррекция осуществлялась согласно алгоритмам, приведенным Getis, Franklin (1987): если дистанция между особями i и j превышала расстояние от особи i до ближайшей границы пробной площади (e_1), значение $\delta_{ij}(d)$ при расчете $L(d)$ замещалось следующей величиной:

$$\delta_{ij}(d) = [1 - \cos^{-1}(e_1/d)\,\pi]^{-1}, \qquad (3)$$

а в том случае, если дистанция между особями i и j превосходила расстояние от особи i до двух ближайших границ (e_1, e_2), $\delta_{ij}(d)$ рассчитывалось так:

$$\delta_{ij}(d) = \left\{1 - [\cos^{-1}(e_1/d) + \cos^{-1}(e_2/d) + \pi/2]/2\,\pi\right\}^{-1}. \qquad (4)$$

Данный алгоритм пограничной коррекции основан на предположении, что пространственное распределение особей вне границы участка сходно с таковым внутри пробной площади (Getis, Franklin, 1987).

Для анализа пространственной зависимости двух точечных распределений разных объектов также может быть использован данный подход (Diggle, 1983; Salonen et al., 1992; Szwagrzyk, Czerwczak, 1993). В этом случае функция $K_{12}(d)$ определяется по формуле

$$\tilde{K}_{12}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{1} \sum_{2} \frac{\delta_{12}(d)}{[(n_1 - 1)(n_2 - 1)]^{0.5}}, \qquad (5)$$

где n_1 — число объектов первого типа, n_2 — число объектов второго типа, x — объект первого типа, y — объект второго типа. Значение $\delta_{12}(d)$ определяется аналогично условию формулы (1) и корректируется по формулам (3, 4). Вычисление $L_{12}(d)$ выполняется согласно выражению (2). При сравнении полностью независимых распределений функция $L_{12}(d)$ принимает значение d. Если распределения позитивно связаны, то $L_{12}(d)$ принимает значения бóльшие, чем величина d, ожидаемая при полностью независимых распределениях. В противном случае при отрицательной пространственной взаимосвязи особей оценка $L_{12}(d)$ оказывается меньше ожидаемого значения d.

Проверка гипотезы о достоверности отличия анализируемых точечных распределений от случайного осуществляется по методу Монте-Карло: генерируется серия

случайных точечных распределений, для каждого из которых оцениваются значения $L(d)$ (Diggle, Besag, 1977; Diggle, 1983). На основании проведенных случайных испытаний строится доверительный интервал для $L(d)$, в пределах которого гипотеза о случайности распределения должна быть отвергнута для принятого уровня значимости. Очевидно, ширина доверительного интервала зависит от количества точек (особей) в исследуемом распределении. Если оценка $L(d)$, полученная для анализируемого распределения, выходит за пределы полученного доверительного интервала, то данное точечное распределение должно быть признано неслучайным.

При анализе зависимости точечных распределений двух разных объектов проверка $L_{12}(d)$ осуществляется аналогично с тем отличием, что в ходе испытаний Монте-Карло одновременно генерируются пары независимых распределений, и доверительный интервал строится на основании их анализа с помощью функции $L_{12}(d)$ (Diggle, 1983).

Пользуясь данными алгоритмами, можно изучить характер распределений особей для разного пространственного масштаба, последовательно увеличивая дистанцию d с некоторым шагом Δd. Максимум d зависит от размера пробной площади и принимается равным $a/2$, где a — длина стороны пробной площади. Для оценки достоверности сравнения анализируемого распределения со случайным на всем диапазоне d строятся доверительные интервалы для $L(d)$, при графической интерполяции которых можно получить соответствующее «доверительное пространство» (рис. 1).

Материалы и методы

Сбор полевого материала

Материал для данной работы собран в лишайниково-зеленомошных сосняках Карелии, древесный ярус которых слагается сосной обыкновенной *Pinus sylvestris*, в кустарничковом ярусе преобладают *Vaccinium vitis-idaea* и *Calluna vulgaris*, а в мохово-лишайниковом ярусе доминируют виды *Cladina* spp. (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. uncialis*, *C. stellaris*), а также зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*). Были исследованы сообщества с практически одновозрастным древостоем (возраст — 25—40, 45—60, 70—100 и 120—160 лет), сформированным после сплошных вырубок разной давности. Для всех деревьев и подроста были измерены координаты, отражающие пространственное положение особей на пробной площади. Для каждого дерева измеряли диаметр ствола на высоте груди (DBH), высоту и производили съемку горизонтальной и вертикальной проекций кроны (Загидуллина, Тиходеева, 1999). Возраст определяли путем взятия кернов. Для сеянцев и подроста оценивали возраст (по мутовкам), диаметр (у корневой шейки) и высоту. Напочвенный покров описывали путем выявления пар доминантов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов на узлах сетки с ячейкой 1 × 1 м (на пробной площади 30 × 30 м — 900 точек оценки). Датировку низовых пожаров осуществляли с использованием дендрохронологического подхода (Zackrisson, 1977; Gorshkov et al., 1996).

Анализ пространственных распределений возобновления и древостоя

Для каждой пробной площади показатель $L(d)$ был рассчитан для серии дистанций $d \in [0, 15]$ м с шагом Δd, равным 1 м. Таким образом были проанализированы распределения особей древостоя старших поколений и возобновления. Зависимость между распределениями возобновления и деревьев старших поколений была исследована с помощью функции $L_{12}(d)$. Проверка достоверности отличия исследуемых пространственных распределений от случайного и связи между распределениями возобновления и древостоя осуществлялась на уровне значимости 0.05, что потребо-

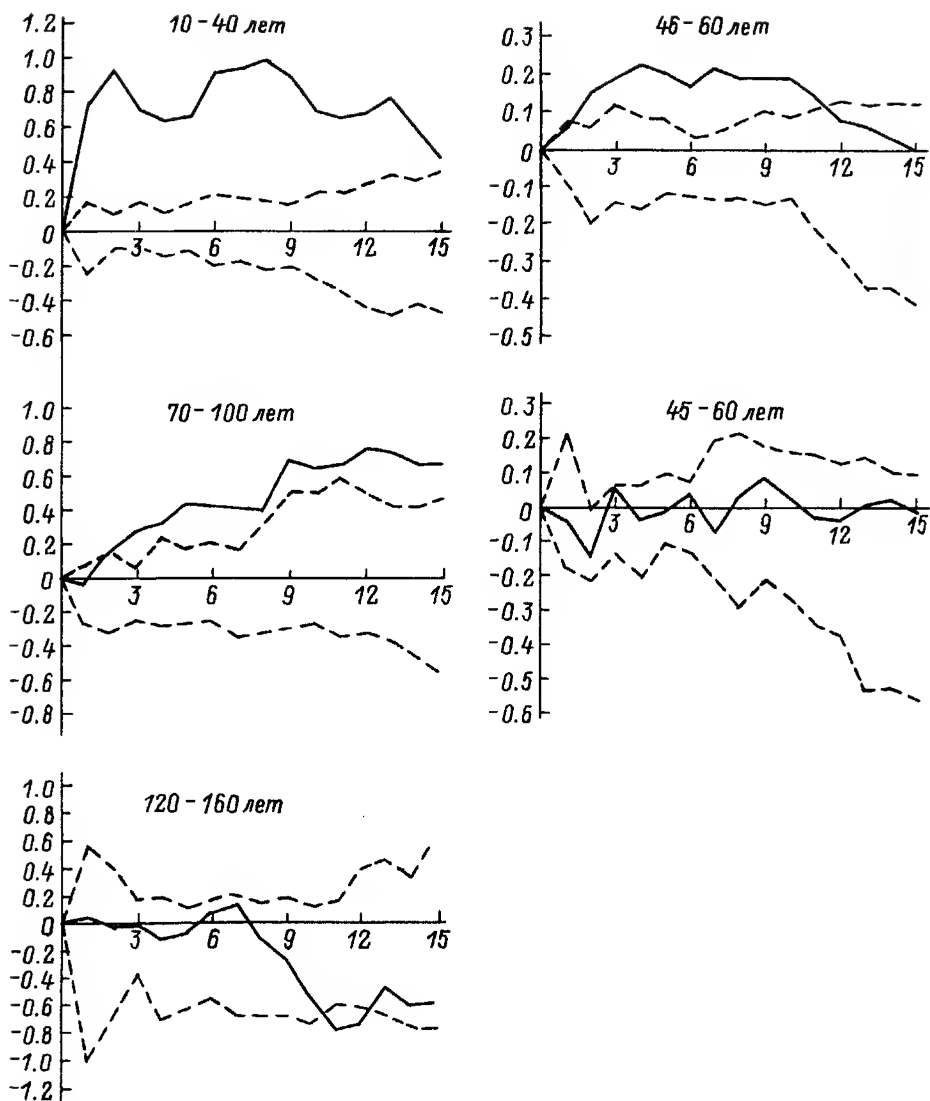


Рис. 1. Характеристика распределений древостоя, сформированного на местах сплошных вырубок

По оси абсцисс — расстояние d, м; по оси ординат — значение функции $\Delta L(d)$. Пунктирными линиями показаны верх и нижняя граница доверительного пространства, в пределах которого отличия анализируемого распределения от слу чайного недостоверны. Жирной линией показана функция $\Delta L(d)$, рассчитанная для анализируемого распределения.

вало проведения 20 испытаний Монте-Карло при анализе каждой пробной площа (Diggle, 1983).

При анализе результатов и построения графиков в качестве характерист распределений оказалось более удобным использовать величины $\Delta L\,(d)$ и $\Delta L_{12}\,(d)$, равные соответственно $L\,(d) - d$ и $L_{12}\,(d) - d$. $\Delta L\,(d)$ является мерой отличия изуча мого распределения от случайного, а $\Delta L_{12}\,(d)$ — характеристикой отличия свя распределений разных объектов от такой же величины для полностью независимы распределений. С помощью функции $\Delta L\,(d)$ были проанализированы пространствен ные размещения древостоя и возобновления на всех пробных площадях. По резуль татам анализа построены графики, некоторые из которых приведены на рис. 1. Ито анализа распределений подроста и древостоя представлены в табл. 1 и 2. Исследо

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пространственных распределений древостоя сосны

Возраст, лет	Диапазон экстремальных значений $\Delta L(d)$	Характер распределения	Диапазон d для экстремальных $\Delta L(d)$, м	Плотность древостоя, шт./га
10—40	+ 0.2— + 0.95	Групповой, случайный	2—14	3400—10200
45—60	+ 0.1— + 0.4	Случайный, групповой	3—14	1300—2300
70—110	+ 0.5— + 0.7	То же	5—15	600—1030
120—160	− 0.6— − 0.7	Регулярный	10—12	615

ТАБЛИЦА 2

Возобновление сосны под пологом сомкнутых древостоев

Возраст, лет		Диапазон максимальных значений $\Delta L(d)$	Характер распределения	Диапазон d для максимальных $\Delta L(d)$, м	Диапазон плотности древостоя старших поколений, шт./га	Диапазон плотности древостоя, шт./га
изученных деревьев	древостоев					
10—40	45—60	+ 0.6— + 1.0	Групповой	2—5	890—2150	10—700
10—50	70—110	+ 1.0— + 1.5	»	1—4; 8—15	600—1030	220—280
20—60	120—160	+ 0.1— + 0.15	Случайный	1—2.5	615	480

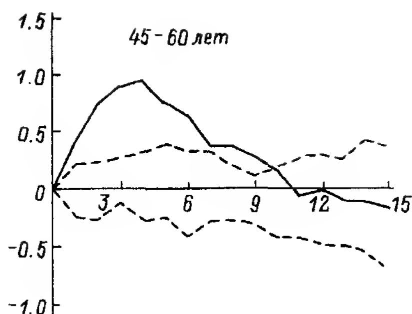
ТАБЛИЦА 3

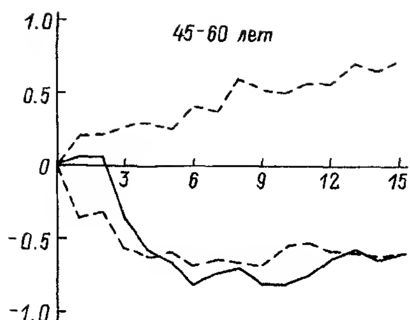
Зависимость пространственных распределений возобновления и древостоя старших поколений

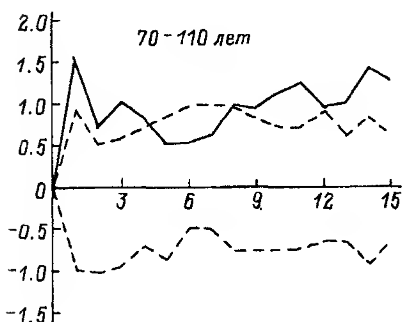
Возраст старшего поколения, лет	Диапазон максимальных значений $\Delta L_{xy}(d)$	Зависимость распределений	Диапазон максимальной взаимосвязи распределений, м
45—60	− 0.7— − 0.8	Отрицательная	5—11
70—110	− 0.8— − 1.2	»	6—10
120—160	+ 0.2— + 0.4	Случайная, положительная	1—2.5

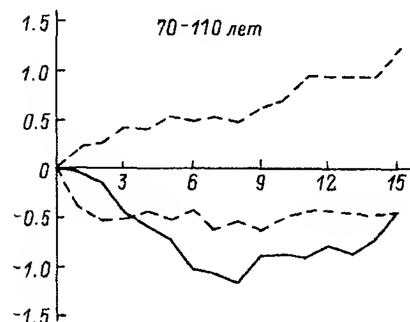
ние зависимостей пространственных распределений возобновления и деревьев старших поколений выполнено с помощью функции $\Delta L_{12}(d)$. Результаты представлены в табл. 3 и на рис. 2.

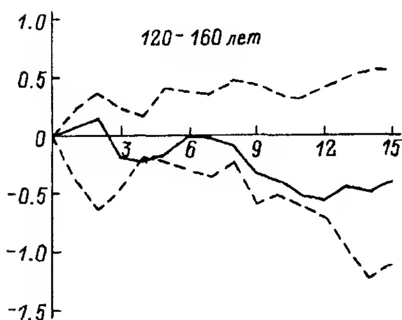
В ходе работы возникла необходимость количественно охарактеризовать фитоценотическую обстановку под пологом сосновых древостоев. Оценку интенсивности влияния полога на некоторую точку пространства может дать показатель ценотической напряженности (*PHI*), учитывающий угловые размеры крон окружающих деревьев и косвенно отражающий степень затененности (Загидуллина, 1999). При расчете значений *PHI* для анализа влияния данного фактора на напочвенный покров мы использовали алгоритм, приведенный в статье, но с тем отличием, что показатели напряженности рассчитывались на уровне земли для центров квадратных ячеек размером 2.5 × 2.5 м.











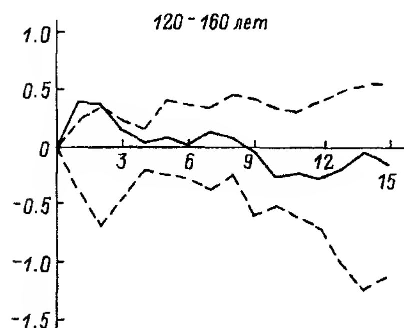


Рис. 2. Характеристика распределения возобновления.

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

Рис. 3. Зависимости между распределениями взрослого древостоя и возобновления.

По оси абсцисс — расстояние d, м; по оси ординат — значение функции $\Delta L_{12}(d)$. Жирной линией показана функция $\Delta L_{12}(d)$, рассчитанная для анализируемого распределения. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Результаты и обсуждение

Характеристика пространственной организации древостоя

На месте 45-летней сплошной вырубки произрастают несомкнутые молодняки возраста 10—40 лет. В этих молодых сообществах микрорельеф довольно хорошо выражен — отчетливо видны следы трелевания. Скорее всего, напочвенный покров в ходе рубки был сильно нарушен, так как в мохово-лишайниковом ярусе преобладают раннесукцессионные виды (*Polytrichum* spp., *Cladonia* spp., *Pohlya nutans*, *Ceratodon purpureus*), а также кустистые лишайники (*Cladina arbuscula*, *C. stellaris*

C. uncialis). Такой мохово-лишайниковый ярус благоприятен для поселения и развития возобновления (Ипатов, Голубицкая, 1987), поэтому численность подроста и молодых деревьев достаточно высока и составляет до 10 200 шт./га (табл. 1). Пространственное распределение особей имеет преимущественно групповой или случайный характер (рис. 1): функция $\Delta L(d)$ достигает значений +0.2—+0.95. Кластеризация особей выявляется практически на всем исследуемом диапазоне масштаба ($d \in [3, 14]$ м), поэтому трудно говорить о каком-либо характерном размере групп особей. По всей вероятности, гетерогенность размещения молодых особей связана со случайными факторами: неоднородностью распределения семян, нарушениями напочвенного покрова и микрорельефа.

В ходе последующего формирования сомкнутого древостоя (45—60 лет) численность особей в силу действия жесткой конкуренции значительно сокращается (до 2300 шт./га), а характер пространственного распределения деревьев приближается к случайному или слабогрупповому (табл. 2, рис. 1), при котором максимальные значения $\Delta L(d)$ составляют не более +0.4. Максимум $\Delta L(d)$ наблюдается на широком диапазоне разрешения — от 4 до 14 м.

В зрелых сомкнутых древостоях 70—110 лет слабогрупповой характер распределения особей сохраняется ($\Delta L(d)$: +0.5—+0.7), а масштаб групп несколько возрастает (до 5—15 м). Распределение старовозрастного (120—160 лет) сомкнутого древостоя для $d < 10$ м не отличается от случайного, но для промежутка d от 10 до 12 м функция $\Delta L(d)$ принимает отличные от случайных отрицательные значения (–0.6— –0.72), что соответствует регулярному типу распределения (табл. 1, рис. 1).

Таким образом, для условно-одновозрастных сосняков (10—40, 45—60, 70—110 лет), сформированных на месте сплошных вырубок, на локальном уровне разрешения выявлено групповое или случайное распределение деревьев. В молодых сосняках (возраст до 40 лет) скопления деревьев и подроста выражены наиболее отчетливо, а масштаб данных групп очень разнообразен. В ходе дальнейшего развития древостоя наряду со значительным уменьшением плотности снижается интенсивность кластеризации особей, а масштаб скоплений возрастает. В старовозрастных (120—160 лет) сомкнутых сосняках выявляется случайный и близкий к регулярному тип распределения.

По всей видимости, отмирание деревьев происходит преимущественно внутри групп, в зонах высокой локальной плотности, что приводит не только к значительному снижению численности особей, но также и к уменьшению гетерогенности их размещения и росту масштаба групп. Аналогичные результаты были получены В. С. Ипатовым, Т. Н. Тарховой (1975), а также N. Kenkel (1986) в одновидовых условно-одновозрастных древостоях. Видимо, следует согласиться с мнением этих авторов, что в формировании сомкнутых древостоев большую роль играют конкурентные взаимодействия, влекущие дифференцированное отмирание деревьев, что ведет к увеличению равномерности распределения особей. Ценотический фактор оказывает существенное влияние на рисунок сообщества, в значительной мере определяя характер размещения деревьев.

Характеристика пространственных распределений возобновления в сомкнутых древостоях

В сомкнутых древостоях со старшим поколением 45—160 лет количество возобновления очень мало (10—700 шт./га) и, как было показано выше, не зависит от давности низовых пожаров. Значения ценотической напряженности, отражающей степень затенения, под пологом таких древостоев очень высоки (диапазон составляет 300—1200 единиц, среднее значение — около 700 единиц), что способствует развитию зеленых мхов. Частота доминирования зеленых мхов сильно и положительно зависит от ценотической напряженности (доля влияния фактора на дисперсию признака составляет 0.50—0.82, а коэффициент линейной корреляции равен 0.30—0.54). Действительно, в сомкнутых сосновых древостоях напочвенный покров прак-

тически полностью образован зелеными мхами (*Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*), формирующими плотный «ковер» и толстую подстилку (проективное покрытие зеленых мхов до 95 %, толщина подстилки 6—8 см). По всей вероятности, низкая интенсивность возобновления под пологом сомкнутых древостоев прежде всего связана с развитием сплошного зеленомошного покрова, который препятствует поселению и развитию проростков сосны (Ипатов, Голубицкая, 1987; Chapin et al., 1987; Zackrisson et al., 1997).

Возобновление, сформированное в сомкнутых древостоях 45—60 и 70—110 лет, характеризуется групповым размещением с $\Delta L(d)$ = +0.6 — +1.5. Масштаб групп находится в диапазоне $d \in [2, 5]$ м (табл. 2). Зависимость размещения подроста и взрослого древостоя в таких сообществах достоверна и отрицательна: функция $\Delta L_{12}(d)$ принимает значения –0.7— –1.2 (табл. 3, рис. 3). Отрицательную связь между размещением подроста и древостоя можно объяснить тем, что в условиях общего сильного затенения, создаваемого пологом, выживание возобновления возможно в небольших «окнах», просветах полога, участках с более разреженным древостоем. В силу более низкой ценотической напряженности в «окнах» развиваются пятна *Cladina* spp. (коэффициент корреляции их частот с ценотической напряженностью –0.58), на которых возможно поселение проростков (Zackrisson et al., 1997).

Размещение подроста в 120—160-летних древостоях носит случайный характер (табл. 2), однако функция $\Delta L_{12}(d)$, вычисленная для зависимости распределений древостоя и возобновления, положительна, максимальные значения ее составляют +0.2—+0.4 и отличаются от случайных на диапазоне d = 1—2.5 м, что соответствует наличию слабой приуроченности подроста к пристволовым участкам старых деревьев. Вероятно, поселение возобновления в таких сообществах возможно на случайных нарушениях напочвенного покрова и пятнах мертвого покрова, возникающих, например, под влиянием древесного опада и др.

Согласно распространенному мнению, большую роль в формировании сухих сосновых лесов играют низовые пожары, которые инициируют поселение и развитие возобновления. При прохождении пожара происходит разрушение напочвенного покрова, кроме того, сгорают и минерализуются подстилка и опад, что обогащает субстрат биогенными элементами (Санников, Санникова, 1985; Zackrisson et al., 1996; Linder et al., 1997). Диапазон давности низовых пожаров в изученных нами условно-одновозрастных древостоях оказался довольно широким — 45—120 лет. Однако численность подроста под пологом сомкнутого древостоя оказалась весьма низкой вне зависимости от давности прохождения пожара (табл. 2). Вероятно, низовые пожары не способствуют возобновлению в сомкнутых сосняках, так как взрослый древостой практически не повреждается и полог остается сомкнутым. Ход постпирогенной сукцессии в напочвенном покрове контролируется высокой ценотической напряженностью, что приводит к быстрому восстановлению зеленомошного ковра (Ипатов, Кирикова, 1981, 1984; Ипатов и др., 1995; Самойлов, Ипатов, 1995).

Заключение

Сплошные рубки накладывают существенный отпечаток на крупномасштабную мозаику сосновых лесов, инициируя вспышки возобновительного процесса. Следствием сплошных рубок является трансформация напочвенного покрова в сторону доминирования раннесукцессионных видов (*Polytrichum* spp., *Cladonia* spp., *Pohlya nutans*, *Ceratodon purpureus*), а впоследствии кустистых лишайников (*Cladina arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. uncialis*). Такой напочвенный покров способствует появлению многочисленного возобновления сосны обыкновенной. Формирующееся возобновление характеризуется преимущественно групповым размещением. Появление новых особей подроста оказывается возможным до смыкания основного полога, которое происходит, когда основное поколение древостоя достигает возраста 45—60 лет (Загидуллина, Тиходеева, 1999).

В сомкнутых условно-одновозрастных сосняках, образующихся на месте сплошных рубок, зрелый древостой (45—160 лет) на локальном уровне масштаба характеризуется случайным или слабовыраженным групповым распределением, а старовозрастный — распределением, близким к регулярному. Возобновление под сомкнутым пологом оказывается практически невозможным в связи с высокой ценотической напряженностью, которая способствует развитию плотного зеленомошного покрова, препятствующего укоренению проростков. Низовые пожары, по-видимому, не способствуют возобновлению в таких сообществах, так как взрослый древостой практически не повреждается и полог остается сомкнутым. По всей видимости, ход постпирогенной сукцессии в напочвенном покрове контролируется высокой ценотической напряженностью, что приводит к быстрому восстановлению зеленомошного ковра. В сомкнутых древостоях группы подроста могут появляться только при частичном распаде древостоя, в «окнах» полога, что подтверждается отрицательной связью пространственных распределений древостоя и подроста. Таким образом, в процессе старения и распада сомкнутого древостоя разновозрастность может восстанавливаться за счет появления скоплений подроста на пятнах лишайников *Cladina* spp., позитивно реагирующих на снижение ценотической напряженности в образовавшихся «окнах».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. 1967. 359 с.

Загидуллина А. Т. Ценотическая напряженность и ее оценка в растительных сообществах (на примере древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 5. С. 106—118.

Загидуллина А. Т., Тиходеева М. Ю. Строение древостоя лишайниково-зеленомошных сосняков Карелии // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 105—118.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Влияние сквозистости полога древостоя на характер напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковых сосняках // Экология. 1981. № 3. С. 39—45.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А. К изучению динамики напочвенного покрова в зеленомошно-лишайниковом сосняке // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1984. № 3. С. 26—32.

Ипатов В. С., Голубицкая И. Н. Влияние напочвенного покрова на возобновление сосны в зеленомошных сосняках // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. № 17. С. 38—45.

Ипатов В. С. и др. Автогенные сукцессии в сосняке лишайниково-зеленомошном. 1. Фитоценологический анализ видового состава // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 9. С. 61—74.

Ипатов В. С., Тархова Т. Н. Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237—1249.

Самойлов Ю. И., Ипатов В. С. Пирогенные сукцессии напочвенного покрова сухих сосняков на песках // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 1995. № 24. С. 58—67.

Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М., 1985. 149 с.

Chapin F. S., Oechel W. C., Cleve K. van, Lawrence W. The role of mosses in the phosphorus cycling of an Alaskan black spruce forest // Oecologia. 1987. Vol. 74. P. 310—315.

Diggle P. J. Statistical analisis of spatial point patterns. London, 1983. 358 c.

Diggle P. J., Besag J. Simple Monte-Carlo tests for shatial pattern // Appl. Statist. 1977. Vol. 26. N 3. P. 327—333.

Getis A., Franklin J. Second-order neighbourhood analysis of mapped point patterns // Ecology. 1987. Vol. 68. N 3. P. 473—477.

Gorshkov V. V., Bakkal I. J., Stavrova N. I. Postfire recovery of forest litter in Scots pin forests in two different regions of boreal zone // Silva Fennica. 1996. Vol. 30. N 2-3. P. 209—219.

Kenkel N. Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis // Ecology. 1986. Vol. 69. P. 1017—1024.

Linder P., Elfving B., Zackrisson O. Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden // For. Ecol. Manage. 1997. Vol. 98. P. 17—33.

Ripley B. D. The second-order analysis of stationary point processes // J. Appl. Prob. 1976. Vol. 13. P. 255—266.

Ripley B. D. Spatial statistics. New York, 1981. 542 p.

Salonen V., Pettinen A., Sarkka A. Plant colonization on bare peat surface: population changes and spatial patterns // J. Veg. Sci. 1992. N 3. P. 113—118.
Szwagrzyk J. Regeneration of forest related to the spatial structure of trees: a study of two forest communities in Western Carpathians, southern Poland // Vegetatio. 1990. Vol. 89. P. 11—22.
Szwagrzyk J., Czerwczak M. Spatial pattern in natural forests of East-Central Europe // J. Veg. Sci. 1993. N 4. P. 469—476.
Wiens J. A. Spatial scaling in ecology // Funct. Ecol. 1989. N 3. P. 385—397.
Zackrisson O. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 22—32.
Zackrisson O., Nilsson M.-C., Wardle D. A. Key ecological function of charcoal from wildfire in the Boreal forest // Oikos. 1996. Vol. 77. P. 10—19.
Zackrisson O., Nilsson M.-C., Dahlberg A., Jaderlung A. Interference mechanisms in conifer-Ericaceae-feathermoss communities // Oikos. 1997. Vol. 78. P. 21—30.

Санкт-Петербургский государственный университет
E-mail: asya@AZ2828.spb.edu
Получено 31 III 2000

SUMMARY

Spatial pattern of *Pinus sylvestris* populations are studied on logged lands of different age.

УДК 581.524.43 (235.223)
Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© В. Б. Куваев, А. Е. Сонникова

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ ГОРНОГО ПРОФИЛЯ В САЯНО-ШУШЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (ЗАПАДНЫЙ САЯН)

V. B. KUVAEV, A. E. SONNIKOVA. THE ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN THE UPPER PART OF MOUNTAIN PROFILE OF SAYANO-SHUSHENSKY RESERVE (WEST SAYAN)

Охарактеризованы 5 высотно-ценотических групп (ВЦГ) верхней (высокогорной) части профиля Западного Саяна (253 вида) от VIII (растения подгольцово-субальпийского пояса) до XII (растения гольцовых пустынь). Дан анализ закономерностей и особенностей размещения видов по всему профилю с учетом ранее опубликованных авторами данных.
Ключевые слова: сосудистые растения, высотное распределение, Западный Саян.

Ранее нами были охарактеризованы 6 преимущественно степных высотно-ценотических групп (ВЦГ) и подгрупп нижней части профиля в Западном Саяне (Куваев, Сонникова, 1998а), включающих 451[1] вид сосудистых растений. В следующем сообщении рассмотрены 7 групп и подгрупп средней (лесной) части профиля (323 вида) (Куваев, Сонникова, 1998б). В настоящем заключительном сообщении рассматриваются 5 ВЦГ высокогорной части профиля (253 вида). С завершением характеристики всех ВЦГ появляется возможность дать общий анализ высотного распределения всех 1027 видов, что составляет почти всю сосудистую флору западно-саянского профиля.

Высокогорья на территории заповедника занимают интервал от 1770 до 2735 м.[2] Их площадь 75 699 га, это более чем в 2 раза больше по сравнению с площадью степного пояса (30 569 га) и втрое меньше по сравнению с площадью лесного (227 155 га). Высокогорные виды распределились в 5 ВЦГ, характеризуемых ниже. В

---

[1] При уточнении подсчетов данные этого сообщения увеличены на 5 видов.
[2] Высоты приводятся в метрах над уровнем моря.

приводимых таблицах семейства и роды расположены по А. Энглеру, виды по алфавиту; названия видов и их авторы, за редкими исключениями, приняты по С. К. Черепанову (1995). Показатели высотной приуроченности даются в целых процентах; нахождения вне профилей (по гербариям и др.) показаны знаком «+».

Используются следующие сокращения: аз. — азиатский; альп. — альпийский; алт. — алтайский; аляск. — аляскинский; ам. — американский; аркт. — арктический; арктоальп. — арктоальпийский; атл. — атлантический; бор. — бореальный; в. — восточный; гипаркт. — гипарктический; голаркт. — голарктический; гольц. — гольцовый; гор. — горный (монт. + альп.); д.-в. — дальневосточный; дж. — джунгарский; евр. — европейский; з. — западный; кав. — кавказский; каз. — казахстанский; монг. — монгольский; монт. — монтанный; нем. — неморальный ≈ подтаежный; п-аркт. — палеарктический; пац. — пацифический; р. — растение (-я); саян. — саянский; СШЗ — Саяно-Шушенский заповедник; с. — северный; сиб. — сибирский; ср. — средний; степ. — степной; субальп. — субальпийский ≈ подгольцовый; ц.-аз. — центрально-азиатский; циркумп. — циркумполярный; ю. — южный; ~ — почти, приблизительно; > — преимущественно.

VIII ВЦГ — растения подгольцово-субальпийского пояса (табл. 1, 96 видов). Виды VIII группы размещаются преимущественно в подгольцово-субальпийском поясе (1770—1945 м, 175 м по вертикали) у границы древесной растительности. Здесь преобладают парковые леса с кедром и сибирской лиственницей, кедровые редколесья, подгольцовые кустарники и т. п. Пограничное расположение пояса — на стыке лесной и высокогорной частей профиля — превращает его в перекресток, где встречаются виды выше- и нижерасположенных поясов. Подробнее данные местообитания охарактеризованы ранее (Куваев, 1980, VIII ВЦГ); в Западном Саяне с разнообразием местообитаний связано большое видовое богатство и другие особенности VIII ВЦГ. 18 из этих видов с незначительным распространением на профиле мы не включили в таблицу. Это *Lycopodium complanatum* subsp. *tristachyum* 1800 м+, гипарктомонт. евраз.; *Juniperus pseudosabina* 1700—1800+, альп. монг.-ю.-сиб.; *Phleum alpinum* 1900—2000+, гипарктоальп. голаркт.; *Eriophorum brachyantherum* 1600 5 %, гипаркт. циркумп.; *Carex pallida* 1900+, нем. с.-аз.; *Salix reticulata* 1900 6 %, арктоальп. циркумп.; *Rumex acetosa* 1800+, бор. циркумп.; *R. aquaticus* 1700+, бор. евраз.; *Eranthis sibirica* 1500, 1900+, монт. алт.-саян.; *Alchemilla appressipila* 2000 7 %, субальп. саян.; *Sanguisorba alpina* 1900—2000+, субальп. дж.-ю.-сиб.; *Thermopsis alpina* 1700—1800+, альп. дж.-ю.-сиб.; *Astragalus saralensis* 1800—1900+, субальп. ю.-сиб.; *Oxytropis sajanensis* 2000—2100+, субальп. саян.; *Epilobium davuricum* 1900+, гипарктомонт. циркумп.; *Pedicularis amoena* 1700 6 %, арктоальп. аз.; *Cicerbita azurea* 1900+, субальп. дж.-ю.-сиб.; *Hieracium krylovii* 1700+, гор. дж.-ю.-сиб. Характерна крайняя пестрота геоэлементов VIII ВЦГ. Но закономерно превалирование субальпийского, а точнее подгольцового элемента (28 видов, или 29.2 %) : *Aquilegia* spp., *Alchemilla* spp., *Cicerbita azurea* и др. Эти виды в данном поясе находятся в «родной стихии». Второй по значению — бореальный элемент (21 вид) : субэлементы — арктобореальный (*Carex brunnescens*), гипарктобореальный (*Trollius altaicus* и др.); собственно бореальный (*Rumex aquaticus*). Относительно обильны арктоальпийские виды, обычно сосредоточенные в более высоких поясах: всего их 9 (*Lycopodium alpinum* и др.). Субальпийский пояс оказывается вторым пристанищем арктоальпийских видов наряду с альпийско-тундровым и гольцово-пустынным поясами. Вообще VIII ВЦГ сильно выделяется высокой численностью таксонов, связанных с горами. Дополнительно назовем монтанный элемент (11 видов). В нем 3 монтанных вида (в том числе *Eranthis sibirica*), арктомонтанный *Carex sabynensis*, 4 гипарктомонтанных — *Tanacetum boreale* и др., 3 бореально-монтанных (среди них *Saussurea latifolia*). Альпийский элемент насчитывает 14 видов (*Thermopsis alpina* и др.). Наиболее северный вид — альпийско-арктический *Alopecurus alpinus*, наиболее южные — неморальные *Carex pallida* и некоторые *Alchemilla*. Собственно горный (представленный как в лесном, так и в высокогорном поясе) вид — *Hieracium krylovii*.

Также разнообразны и типы ареалов. Наиболее специфичны виды, связанные с поднятиями Южной Сибири (Алтай, Саяны, Забайкалье). 9 из них, видимо, сформировались именно здесь (например, *Anemone narcissiflora* subsp. *crinita*), 6 — алтае-

ТАБЛИЦА 1

Высотная приуроченность (%) растений подгольцово-субальпийского пояса (VIII ВЦГ)

№	Вид	Высота, м над ур. м.																					Геоэлемент. тип ареала
		>500	600	700	800	900	1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
1	*Asplenium viride*										+	+				+							Монт.-бор. голаркт.
2	*Lycopodium alpinum*									5	5		5	11	18	6	18	9	11				Арктоальп. циркумп.
3	*L. clavatum*													6	6		7						Бор. голаркт.
4	*Juniperus sibirica*									6				6	9	24	25	45	22	20			Монт.-бор. евраз.
5	*Anthoxanthum odoratum*												6			6	7			+			Бор. сиб.-кав.-евр.
6	*Hierochloë glabra*				+											6							Монт.-нем. аз.
7	*Alopecurus alpinus*													+	+	+	+						Альп.-аркт. циркумп.
8	*Festuca altaica*													6		18	11						Гипарктоальп. (з. ам.)-аз.
9	*F. jacutica*											5			18	6	28	+	+				Бор. в.-аз.
10	*F. ovina*								7	5						9	7	9					Бор. евраз.
11	*F. tristis*														6	6			11				Альп. монг.-ю.-сиб.
12	*Carex atrofusca*															6		+					Арктоальп. циркумп.
13	*C. brunnescens*												+		+			9					Арктобор. циркумп.
14	*C. gynocrates*												6	6									Бор.-гипоаркт. ам.-аз.
15	*C. sabynensis*											5	10	11	18	9	18	9					Арктомонт. аз.
16	*Luzula spicata*												+	+	6	+	+						Арктоальп. амфиатл. (+С. Ам.)
17	*Veratrum album* s. l.									5	25		5	11	27	21	21	9	11	25			Гипарктобор. евраз.
18	*Allium schoeno-*[illegible]			8					5	5	5	5	5	17	6	12	14	9	11			+	Гипарктомонт. [illegible]-евраз.

19	*Dactylorhiza incarnata*													6	6								[illegible]
20	*Betula rotundifolia*									+	+	5	10	14	15	12	18	27	11	+	+	+	Монт. алт.-саян.
21	*Rumex alpestris*			+								5		11	30	18		9	11				Субальп. свраз.
22	*Polygonum alpinum*												5	6	6		7		11				Бор.-субальп. евраз.
23	*P. bistorta* subsp. *nitens*										5	5		6	6	20	28	45	50		25	+	Субальп. ср.-аз.-ю.-сиб.
24	*Stellaria umbellata*											+			+		+		11				Альп. ам.-аз.
25	*Gastrolychnis tristis*				+	+										6		+					Субальп. ю.-сиб.-ср.-аз.
26	*Dianthus superbus*					13		11	7	8	5	13	10	6	12	15	28	45	11			+	Гипарктобор. евраз.
27	*Trollius asiaticus*		8	7		6	6	6	10	15	5	15	10	22	21	9	18		22	40			Гипарктобор. сиб.
28	*Aquilegia borodinii*															6	7						Альп. ю.-сиб.
29	*A. brevicalcarata*									5		5	5	11	9	15	11	27	11				Альп. саян.
30	*A. glandulosa*				7				5	10	13			12			21	9	11		+	+	Субальп. ср.-аз.-ю.-сиб.
31	*Aconitum biflorum*														6	6	7						Субальп. з.-саян.
32	*A. pascoi*										10	5	10	22	18	15	14						Альп. з.-саян.
33	*Pulsatilla multifida*															12	7						Нем.-бор. ам.-аз.
34	*Anemone narcissiflora* subsp. *crinita*											5		+	+	+							Субальп. ю.-сиб.
35	*Thalictrum alpinum*									+						+	+						Арктоальп. циркумп.
36	*Macropodium nivale*												5	6	6	6	7						Альп. ю.-сиб.
37	*Rhodiola rosea*										10	5	5	17	12	6		9	11		25		Субальп. свраз.
38	*Ribes graveolens*									+					+			+					Субальп. ц.-аз.-алт.-саян.
39	*Spiraea alpina*									10		5	15	22	15	12	11	9					Субальп. ц.-аз.-ю.-сиб.
40	*Alchemilla bungei* s. l.													+	+								Субальп. ср.-аз.-ю.-сиб.

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

№	Вид	Высота, м над ур. м.																					Геоэлемент, тип ареала
		>500	600	700	800	900	1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
41	*Alchemilla cyrtopleura*											5					+						Субальп. ср.-аз.-ю.-сиб.
42	*A. hebescens*												6	6		6							Нем.-монт. евр.-монг.-ю.-сиб.
43	*A. monticola*													6	6								Бор. ю.-сиб.-евр.
44	*A. orbicans*										+	+	+	+	6	18	21						Нем. в.-каз.-ю.-сиб.
45	*Oxytropis sajanensis*																7	9					Монт. алт.-саян.
46	*Hedysarum alpinum*													+	+	+	+	+		+			Бор. (в.-евр.)-аз.
47	*H. consanguineum*														6			9					Альп. ю.-сиб.
48	*H. neglectum*												+	+	+	+		+					Субальп. ц.-аз.-ю.-сиб.
49	*Geranium bifolium*								7	10	10	10	5	6	18	6	14	9					Бор. сиб.
50	*Euphorbia altaica*															6	7						Субальп. алт.-саян.
51	*E. lutescens*													+	+	+							Субальп. дж.-ю.-сиб.
52	*Bupleurum aureum*													6	6								Бор. (евро)сиб.
53	*Seseli condensatum*					6			5		5	5	5	6	10	6							Монт.-бор. аз.
54	*Hansenia mongholica*				+												+		+				Субальп. ю.-сиб.
55	*Pachypleurum alpinum*								+				5				11	+	+	+	+		Арктоальп. евраз.
56	*Ledum palustre* subsp. *decumbens*										+	18				6	+	+					Арктогипаркт. циркумп.
57	*Rhododendron aureum*										5	10	13	11	15	18	21	45	33	20			Субальп. в.-аз.
58	*R. parvifolium*												+	+	+	+	+						Субальп. ам.-в.-аз

59	*Vaccinium uliginosum* var. *uliginosum*								5	5		5	15	22	24	24	25	9					Гипаркт. циркумп.
60	*Empetrum nigrum* subsp. *subholarcticum* (V. Vassil.) Kuv.												5	6	6	6							Гипарктобор.-альп. аляск.-кав.-аз.
61	*Gentiana uniflora*					+									6					+			Альп. дж.-ю.-сиб.
62	*Polemonium acutiflorum*											5	5		12	6							Гипаркт. аз.
63	*Veronica alpina*													+	+	6	+						Арктоальп. амфиатл.
64	*V. densiflora*													6	6	18	11	18					Альп. ю.-аз.
65	*Pedicularis anthemifolia*						+		+	+		+		+			+						Альп.-субальп. алт.-саян.
66	*P. brachystachys*										+		5	6	6								Альп. алт.-саян.
67	*P. incarnata*								5	5	5	5	10		18	9	7						Гипаркт.(ю.)сиб.
68	*Campanula rotundifolia*														6	6	7		+?				Субальп. евросиб.
69	*C. turczaninovii*																11						(Суб)альп. (монг.)-ю.-сиб.
70	*Tanacetum boreale*											5	10	11	18	12	7	9					Гипарктомонт. циркумп.
71	*Senecio pricei*													6	6			9					Альп. алт.-саян.
72	*Ligularia sibirica*		+										5	6	6	+							Гипарктобор. евраз.
73	*Saussurea frolovii*													7		6	14	9					Субальп. ю.-сиб.
74	*S. latifolia*													6	6	6							Бор.-монт. дж.-ю.-сиб.
75	*Cirsium heterophyllum*	8	7						5	10	5	5	5	11	12	12	7						Бор. евросиб.
76	*Rhaponticum carthamoides*													+	+	+	+						Бор.-монт. дж.-ю.-сиб.
77	*Crepis lyrata*																6						Бор.-монт. сиб.
78	*Hieracium dublizkii*												5			+	7						Субальп. кашгаро-ю.-сиб.

саянские (в том числе *Eranthis sibirica*), 5 — саянские (среди них *Aquilegia brevicalcarata*). Другая группа распространена как в горах Южной Сибири, так и на сопредельных равнинах Древнего Средиземноморья: 6 среднсазиатско-южносибирских видов (*Aquilegia glandulosa* и др.), 16 монголо-джунгаро-кашгаро-южносибирских (*Campanula turczaninovii*, *Thermopsis alpina*, *Ribes graveolens*; кроме Алтая и Саян — также в Центральной Азии). Эти 2 группы (всего 43 таксона) представляют преобладающие типы ареалов в VIII ВЦГ. Азиатский тип распространения (Сибирь и Дальний Восток) имеют 10 видов (среди них *Carex sabynensis*), сибирских видов — 3, евросибирских — 4. Евразиатских видов — 13 (в том числе *Festuca ovina*). Видов с американскими связями — 8 (*Stellaria umbellata* и др.). Наконец, циркумполярных видов — 15. Экологический характер данной группы, тяготеющей к верхней границе леса, подчеркивался нами ранее. Здесь наблюдается сосредоточение мезо- и гигрофитных травянистых многолетников, особенно широкотравья; преобладают субальпийско-подгольцовые виды, а также бореальные, находящиеся близ границы ареала. Специфику состава определяют южносибирские и в более узком смысле алтае-саянские виды и вероятные мигранты с равнин Древнего Средиземноморья.

IX ВЦГ — растения альпийско-тундрового пояса, заходящие в лесной пояс (табл. 2, 61 вид, дополнительно — *Juncus triglumis* 1600 5 %; 2000 7 %, арктоальп. евраз.; *Astragalus alpinus* 700+, альп. циркумп., в России к востоку от Таймыра). Виды этой группы сосредоточиваются в основном в гольцах, но благодаря высокой экологической пластичности спускаются далеко в пределы лесного пояса (обычно по долинам), приближаясь по видовому распространению подчас к высотным убиквистам (*Oxyria digyna*, 800—2400, и др.). Способность этих видов существовать в поясах с господством совершенно разных типов растительности вынуждает отделять их, например, от альпийско-тундровых видов (X ВЦГ).

В условиях высокогорий преобладают альпийские растения (22 вида, 34.4 %) (характерна *Carex altaica*). Несколько уступает им арктоальпийский элемент, представленный 14 видами (21.9 % — *Minuartia arctica*). Из прочих элементов выделяются гипарктический (6 таксонов, в том числе *Betula exilis*) и субальпийский (5 видов, среди них *Salix vestita*). Остальные элементы представлены единичными видами. Самый северный, арктический элемент представляет *Saxifraga nelsoniana*, самый южный, подтаежный — *Corydalis bracteata*.

В соотношении типов ареалов утрачивается специфичность. Несколько преобладают широкоареальные формы — циркумполярные (13 видов — *Cystopteris dickieana* и др.) и голарктические (2 — *Carex capillaris*, *Stellaria peduncularis*), всего их 23.4 %. Южносибирский тип представлен 10 видами (среди них *Deschampsia altaica*). Близок к нему по численности азиатский тип — 8 видов (в том числе *Corydalis pauciflora*). О резком снижении специфичности флоры свидетельствует очень малое количество (суб) эндемов — алтайских (*Euphrasia altaica*) и саянских (*Atragene speciosa* subsp. *saxatilis* Kuv. et Sonnikova, *Oxytropis kusnetzovii*).

Таким образом, для IX ВЦГ характерно преобладание альпийских и арктоальпийских видов при столь же резкой утрате значения бореального элемента, а также возрастание роли широкоареальных видов при снижении роли алтайских и саянских эндемов.

X ВЦГ — растения альпийско-тундрового пояса (табл. 3, 67 видов). Виды этой группы распространены в основном от подгольцово-субальпийского до гольцово-пустынного пояса, в интервале 1945—2155 м. Сравнительно с приполярными горами, где преобладает безлесная часть профиля, это небольшой отрезок, составляющий 210 м по вертикали. Поэтому численность данного основного контингента высокогорных видов относительно невелика. 13 наименее распространенных видов приводятся вне таблицы: *Selaginella selaginoides* 2000—2100 +, гипарктоальп. циркумп.; *Koeleria ledebourii* 2000 +, альп. ср.-аз.-алт.; *Carex orbicularis* 2200 11 %, 2400 +, альп. ц.-аз.-ю.-сиб.; *Coeloglossum viride* 1900 +, аркт.-бор. евраз.; *Sagina saginoides* 2100—2200 +, арктоальп. циркумп.; *Gastrolychnis brachypetala* 2200 11 %, криоф.-степ. сиб.; *Draba ochroleuca*, 2200, 2400 +, альп. ср.-аз.-ю.-сиб.; *Saxifraga*

ТАБЛИЦА 2

Высотная приуроченность (%) растений альпийско-тундрового пояса, заходящих в леса (IX ВЦГ)

№	Вид	Высота, м над ур. м.																					Геоэлемент, тип ареала
		>500	600	700	800	900	1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
1	*Cystopteris dickieana*					6	6										+						Альп.-аркт. циркумп.
2	*Lycopodium clavatum* subsp. *monostachyon*									5			5			+	+						Гипаркт. циркумп.
3	*Anthoxanthum alpinum*								5				10	11	18	15	14	18	11	25	+		Гипаркт. евросиб.
4	*Calamagrostis lapponica*									5		5	5	6	6	18	28	+	22	20	+		Гипаркт. циркумп.
5	*Deschampsia altaica*					6						5		6		9	7	9	11	25	+		Альп. ю.-сиб.
6	*D. cespitosa* subsp. *orientalis*															6			22				Гипаркт. в.-аз.
7	*Trisetum altaicum*														12	12		36	33	+			Монт.-альп. ю.-сиб.
8	*Carex altaica*		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	6		+			+	100	Альп. ю.-сиб.
9	*C. capillaris*								5								7	9	22	25			Бор. голаркт.
10	*C. lachenalii*												+						11	25			Арктоальп. циркумп.
11	*C. ledebouriana*													6	9	6	14	27	56	50		+	Гипаркт. циркумп.
12	*C. melanantha*							+	5				5			6		9	11				Альп. ср.-аз.-ю.-сиб.
13	*C. rupestris*													+	+	+	+	+	+	+	+	+	Арктоальп. циркумп.
14	*Juncus castaneus*											5	+	6		+	7						Гипаркт. циркумп.
15	*Luzula multiflora* subsp. *sibirica*											10	10	22		30	21	63	33				Гольц.-аркт. аз.
16	*Allium monadelphum*									+	+	+			+	+	+	+	+		+		Альп. дж.-ю.-сиб.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

№	Вид	Высота, м над ур. м. >500	600	700	800	900	1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	Геоэлемент, тип ареала
17	*Allium rubens*							?			+						+	+	+?				Петрофит; степ. сиб.
18	*A. tytthocephalum*												5			+	+		11				Альп. алт.-саян.
19	*Salix glauca*											5		11	15	18	14	18	22	25	+		Монт.-гипаркт. циркумп.
20	*S. vestita*														6	6	+	+	+		+		Подгольц. ам.-аз.
21	*Betula exilis*							6					5	6	9	15	18	36	33	25			Гипаркт. аляск.-в.-аз.
22	*Oxyria digyna*				+							5								+	+		Арктоальп. циркумп.
23	*Polygonum viviparum*				7			6	10		15	5	8	11	15	6	18	45	67	75			То же
24	*Stellaria peduncularis*									+	5							+	+				Арктоальп. голаркт.
25	*Dichodon cerastoides*			7							5	5		6	12		7		11	25			Арктоальп. (ам.)-евр.-ю.-аз.
26	*Minuartia arctica*															6	11	27	56	25	33		Арктоальп. аляск.-аз.
27	*M. verna*										+	+	+			+	+	9	+	+	+		Гипаркт. евраз.
28	*Silene chamarensis*						+	+	+	+	+	+	+	+	6	6		27	22	+	33		Гольц. ю.-сиб.
29	*Callianthemum angustifolium* s. l.													6	12	18	21	54	78	50	33	+	То же
30	*Atragene speciosa* subsp. *saxatilis* Kuv. et Sonnikova					6	6		20			5	+			6	14	18	22				Субальп. саян.
31	*Corydalis bracteata*														6		+	+	+				Монт.-нем. ср.-сиб.-алт.
32	*C. pauciflora*						+					5			6	6		9	33				Альп. аз.
33	*Sedum ewersii*												+				+	+	+				Субальп. дж.-з.-сиб.
34	*Saxifraga cernua*					6	+													+	+		Арктоальп. циркумп.
35	*S. nelsoniana*								+					+		+	+	9	10	+	+		Аркт. аляск.-аз.

36	*S. bronchialis* subsp. *spinulosa*														6	6	[illegible]	[illegible]		25	[illegible]		Гипарктомонт. (евро)сиб.
37	*Potentilla gelida*			+	+	+		+	+	+	+	+	+		12	+	+	+	+	+	+		Арктоальп. > аз.
38	*P. nivea*								5			5		6		6		18					Альп. циркумп.
39	*Hedysarum austrosibiricum*												+			12	7	18	22				Монт.-бор. сиб.
40	*Viola altaica*													11	6	21	14	27	11	25		+	Альп. ср.-аз.-ю.-сиб.
41	*Bupleurum triradiatum*												+		12	15	18	27	11		+		Альп. аз.
42	*Sajania monstrosa*										5				6	18	13	27	22	25	+		Субальп. ю.-сиб.
43	*Schulzia crinita*														15	33	32	72	78	75	67		Субальп. монг.-ю.-сиб.
44	*Rhododendron adamsii*													6		18	21	34	44	25			Гольц. в.-аз.
45	*Empetrum nigrum* subsp. *nigrum*												10		30	27	32	27	33	50	+		Гипарктобор. аляск.-евраз.
46	*Primula nivalis*								+									+			+		Альп. ю.-сиб.
47	*Gentiana aquatica*														59	6	11	+					Нем.-монт. с.-ам.-кав.-аз.
48	*G. grandiflora*										5	10	5	6	12	15	28	63	89	50			Альп. ю.-сиб.
49	*G. tenella*															+	+	+	11				Арктоальп. евраз.
50	*Lomatogonium carinthiacum*	+							+	+		5				+	7	+					Альп. евраз.
51	*Swertia obtusa*						6	6	5	5	10	16	15	17	21	18	21	18	11	25			Монт.-альп. сиб.
52	*Dracocephalum grandiflorum*												5	17	12	+	18	54	56		67		Альп. ср.-аз.-ю.-сиб.
53	*Euphrasia altaica*											10			6			9					Альп. алт.(сиб.)
54	*Pedicularis verticillata*									5	5	5	10	11	9	18	40	27	44				Монт. з.-ам.-евраз.
55	*Valeriana capitata*											5		6	6	6	7	18	22	40	68	+	Арктоальп. сиб.
56	*Campanula rotundifolia*									5					6			9	+				Гипарктобор. аз.
57	*Solidago gebleri*											5			6		21	18	30				Альп. ю.-сиб.
58	*Erigeron flaccidus*						+						+		+		+		+				То же
59	*Antennaria dioica*								+	+	+	+		+	11	12	12	21	+	11			Арктобор. евраз
60	*Senecio turczaninovii*														12	6		9		66	67		Альп. ю.-сиб.
61	*Taraxacum altaicum*												+						7	33			Арктоальп. сиб.

ТАБЛИЦА 3

Высотная приуроченность (%) растений альпийско-тундрового пояса (Х ВЦГ)

№	Вид	Высота, м над ур. м.																Геоэлемент, тип ареала
		1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
1	*Huperzia arctica*									+	+	+	+	+	+			Гольц.-аркт. циркумп.
2	*Hierochloë alpina*								6	6	12	26	45	44	25			Арктоальп. циркумп.
3	*Deschampsia koelerioides*											7	+	+				Альп. монг.-ю.-сиб.
4	*Helictotrichon hookeri*											+	9	11	+			Гольц.-степ. з.-ам.-ю.-сиб.
5	*Koeleria atroviolacea*										+	7				33		Альп. ю.-сиб.
6	*Poa alpina*						5	+		+	+	+	+		+			Арктоальп. ам.-з.-сиб.-евр.
7	*P. altaica*									+	6	7	+	+				Альп. монг.-ю.-сиб.
8	*Festuca kryloviana*						5			+		7		+	20	+		Альп. ц.-аз.-ю.-сиб.
9	*Eriophorum polystachion*									+					25			Арктобор. циркумп.
10	*Kobresia myosuroides*											7	9	33				Арктоальп. циркумп.
11	*Carex bigelowii* subsp. *ensifolia*									18	6		+	+	22	25	+	Гольц.-аркт. (евро)сиб.
12	*C. glacialis*													9	11			Альп.-аркт. циркумп.
13	*Allium tuvinicum*									6				23	50			Альп. ю.-ср.-сиб.
14	*Lloydia serotina*									+	+	11	63	56	75	+	+	Арктоальп. ам.-аз.
15	*Salix arctica*								6			+	9					Арктоальп. сиб.
16	*S. lanata*									6	+		9					Гипарктоальп. ~ циркумп.
17	*S. nummularia*			+						6	+	+	+	+	+	+	+	Аркто.-гольц. евраз.
18	*S. rectijulis*				+	+	+	+	+	+	6	7	9	22				Альп. ю.-сиб.
19	*S. turczaninovii*									6		8	18	11	+			То же
20	*Silene paucifolia*								6			7		11				Гольц.-аркт. (с.-в.-евро)сиб.
21	*Trollius altaicus*												9	+				Подгольц. дж.-алт.
22	*Paraquilegia microphylla*											+	+	+	+			Альп. алт.-саян.-аз.

23	*Anemone narcissiflora* subsp. *sibirica*										6	7	18	11	25			Арктоальп. аляск.-в.-аз.
24	*Ranunculus altaicus*											7	9					Альп. ср.-аз.-ю.-сиб.
25	*R. lasiocarpus*													+	25			Альп. (монг.) алт.-саян.
26	*R. sulphureus*											+		11				Аркт. циркумп.
27	*Papaver pseudocanescens*										6		+	+				Альп. алт.-саян.
28	*Draba fladnizensis*										6		9	11	25			Арктоальп. циркумп.
29	*Rhodiola algida*									+	6			+				Гольц. з.-саян.
30	*Saxifraga flagellaris*	+											9	+				(Аркт.)альп. (аляск.)-аз.
31	*Sibbaldia procumbens*						5		6	6	6	14	36	22	20	33	+	Альп.-аркт. циркумп.
32	*Dryas oxyodonta*										+	7	54	67	50	33		Альп. ю.-сиб.
33	*Alchemilla hyperborea* aff.											+						Субальп. евр.
34	*Oxytropis sajanensis*												+					Альп.-монт. алт.-саян.
35	*Phlojodicarpus villosus*									+	+	+	9	11	+	33		Криофитно-степ. аз.
36	*Pyrola grandiflora*											7	9	11				Аркт. циркумп.
37	*Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum*											21	36	33				Арктоальп. циркумп.
38	*V. vitis-idaea* subsp. *minus*											7	45	33	25			То же
39	*Empetrum nigrum* subsp. *androgynum* (Vass.) Kuv.									6			9	11				Бор. кав.-аз.
40	*Primula algida*												18	11				Альп. кав.-ср.-аз.-ю.-сиб.
41	*Gentiana algida*								6	6	12	28	90	44	50	67		Альп. аз.
42	*Myosotis asiatica*									6		7	9	22				Арктоальп. ~ циркумп.
43	*Dracocephalum origanoides*										+	+			+	+		Гольц. дж.-алт.-саян.
44	*Lagotis integrifolia*								6	6	6	14	45	33	50	+	67	Альп. ц.-аз.-ю.-сиб.
45	*Pedicularis oederi*									6	6	14	54	56	75	67	+	Арктоальп. циркумп.

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

№	Вид	Высота, м над ур. м.																Геоэлемент, тип ареала
		1000	1100	1200	1300	1400	1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
46	*Patrinia sibirica*											7	27	56				Альп. аз.
47	*Campanula dasyantha*								6	+	128	11	36	22	25	33		Альп. ам.-ю.-сиб.
48	*Aster alpinus* var. *fallax*									+		21	18	25				Альп. ц.-аз.-ю.-сиб.
49	*Pyrethrum pulchellum*								+	+	+	+	9	11				Альп. ю.-сиб.
50	*Senecio resedifolius*											+	9	11	+			Арктоальп. ~ циркумп.
51	*Saussurea baicalensis*												+	33	+			Альп. ю.-сиб.
52	*S. foliosa*										6	7	9	+	+	+		То же
53	*S. schanginiana*										+		9			+		Альп. аз.
54	*S. subacaulis*											+	9	+	+	+		Альп. ю.-сиб.

ТАБЛИЦА 4

Высотная приуроченность (%) растений гольцовых пустынь, заходящих в леса

№	Вид	Высота, м над ур. м.											Геоэлемент, тип ареала
		1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
1	*Festuca ovina* subsp. *sphagnicola*		10	8	6	9	25	72	80	100	67	+	Монт.-альп. ю.-сиб. + Ср. Аз.
2	*Carex aterrima*	5	5	11	7	15	28	9	20	20	25	+	Субальп. евраз.
3	*C. stenocarpa*				6	6	7	18	11	50	50	+	Альп. евро-ц.-аз.-ю.-сиб.
4	*Luzula confusa*			6	6	+	+	+	11	60	75	+	Арктоальп. циркумп.
5	*Polygonum ellipticum*					10	7	9	50	+	50	+	Арктоальп. ~ циркумп.
6	*Claytonia joanneana*				6				11	20	50	+	Арктоальп. ср.-сиб.

hyperborea 2000—2100 +, арктоальп. циркумп.; *Oxytropis tschujae* 2100—2200 +, альп. алт.-саян.; *Arctous alpina* 1900 +, арктоальп. циркумп.; *Petasites gmelinii* 1900—2000 +, арктоальп. с.-аз.; *Saussurea krylovii* 2100 +, субальп. монг.-саян.-алт.; *Taraxacum lyratum* 2100—2200 +, альп. (с.-монг.)саян.-алт.

Господствуют альпийские виды (31 вид, в том числе *Allium tuvinicum*) и арктоальпийские (19, среди них *Hierochloë alpina*); в целом они составляют 3/4 всего объема группы. Заметна также роль видов, считающихся метаарктическими — их 6 (9 %: *Huperzia arctica*). Собственно арктический вид 1 — *Pyrola grandiflora*. Прочие элементы представлены единично. По типам ареалов в этой группе наблюдается большое разнообразие, на первое место выдвигается циркумполярный тип — 19 видов (28.4 %: *Sibbaldia procumbens*). Специфичная для данной территории группа типов, тяготеющих к Южной Сибири, оказывается еще существеннее. Это 10 собственно южносибирских видов (*Salix turczaninowii*), 7 монголо- (и шире — центрально-азиатско)южносибирских (*Deschampsia koelerioides*) и 2 среднеазиатско-южносибирских вида (*Ranunculus altaicus*, *Draba ochroleuca*). Особый интерес представляют 7 алтае-саянских эндемов, часть которых заходит в Монголию, реже в Среднюю Азию, — *Ranunculus lasiocarpus*, *Rhodiola algida*. К ним близки 2 алтайских субэндема — *Koeleria ledebourii*, *Trollius altaicus* (также Средняя Азия) и монголо-саянский *Allium tuvinicum*.

XI ВЦГ — растения гольцовых пустынь, заходящие в леса (табл. 4, 6 видов). Соотношение между этой и следующей ВЦГ, как между IX и X. Из представленных здесь видов — 3 арктоальпийские (в том числе *Polygonum ellipticum*); *Carex aterrima* — субальпийский вид, *C. stenocarpa* — альпийский, *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola* — горный (~ весь профиль). Половина видов широкоареальные: *Luzula confusa*, *Polygonum ellipticum* — циркумполярные, *Carex aterrima* — евразиатский; тяготение к Южной Сибири отмечается у *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola*, *C. stenocarpa*. Ареал *Claytonia joanneana* более узок (Средняя Сибирь).

XII ВЦГ — растения гольцовых пустынь (табл. 5). Высших растений, способных существовать и возобновляться в запредельных условиях высокогорных пустынь, в каждой горной стране немного: в СШЗ выявлен 21 вид, что представляет высокий показатель. Гольцовые пустыни встречаются здесь с 2155 м (сплошное распространение с 2400 м). Растения XII ВЦГ отмечались нами чаще с 2000—2200 м (*Saxifraga melaleuca*, *Pyrethrum pulchrum*, *Crepis chrysantha* с 1900 м). 4 из них приводим вне таблицы: *Carex macrogyna* 2400 +, арктоальп. континентально-аз.; *Luzula multiflora* subsp. *frigida* 2200 20 %, аркт. евро-з.-сиб.; *Salix nasarovii* 2400 25 %, альп. (северо-западно-монг.) сиб.; *Draba subfladnizensis* 2300 20 %, арктоальп. ср.-сиб. Арктоальпийских видов — 8 (38 % — *Oxygraphis glacialis*). Самый высокоширотный арктический элемент представляет *Luzula multiflora* subsp. *frigida*. Близки к нему *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia* s. l. Наравне с арктоальпийскими представлены высокогорные, альпийские виды — их также 8 (*Rhodiola quadrifida*, *Saxifraga melaleuca*). Все перечисленные виды составляют 91 % от численности группы. Среди типов ареалов на первое место выходит циркумполярный — 6 видов (28.6 % — *Eriophorum scheuchzeri*). Специфические для данной территории южносибирские виды (3) сохраняют свое значение (14.3 % — *Smelowskia bifurcata*).

Заключение

Ранее были проведены исследования высотного распределения видов на Енисейском кряже (Куваев, 1991), в Путоране (Куваев, 1980 и др.), Западном Саяне (Куваев, Сонникова, 1998а, б). Эти данные в сопоставлении с данными по горам субарктической Евразии позволяют сделать ряд обобщений.

С перемещением по меридиану от Западного Саяна к более северным горам резко сокращается численность видов сосудистых растений. В Западном Саяне, находящемся на широте степной зоны, на всем высотном профиле выявлено 1027 видов и подвидов. Данные по расположенному в таежной зоне Енисейскому кряжу

ТАБЛИЦА 5

Высотная приуроченность (%) растений гольцовых пустынь (XII ВЦГ)

№	Вид	Высота, м над ур. м.											Геоэлемент, тип ареала
		1500	1600	1700	1800	1900	2000	2100	2200	2300	2400	>2400	
1	*Festuca auriculata*							+			+		Арктогольц. в.-аз.
2	*Eriophorum scheuchzeri*									25	100		Гипарктоальп. циркумп.
3	*Salix berberifolia*						+	+	+	+	33	+	Гольц. ю.-сиб.
4	*Minuartia biflora*						+		11	+	33		Арктоальп. циркумп.
5	*Oxygraphis glacialis*						+	+	+	25	33	+	Аркт. аляск.-аз.
6	*Cardamine bellidifolia*						+	+	11	+	33	+	Арктоальп. циркумп.
7	*Smelowskia bifurcata*							9		25	33		Альп. ср.-аз.-ю.-сиб.
8	*Rhodiola quadrifida*							+	+	+	33		Альп. аз.
9	*Saxifraga cespitosa*									40	33		Альп.-аркт. циркумп.
10	*S. hirculus*								+	+	33		Арктобор. евраз.
11	*S. melaleuca*					+	+	+	40	40	67	+	Альп. ю.-сиб.
12	*S. oppositifolia* s. l.						+	+		+	33		Альп.-аркт. циркумп.
13	*Potentilla biflora*						+	+	11	50	67		Арктоальп. ~ циркумп.
14	*Oxytropis kusnetzovii*	+						18	22	25			Альп. саян.
15	*Eritrichium villosum*						+	18	22	25			Арктогольц. евраз.
16	*Pyrethrum pulchrum*					14		10		67			Альп. дж.-ю.-сиб.
17	*Crepis chrysantha*					6		18	33		100		Арктоальп. в.-евр.-аз.

137 видов) нерепрезентативны из-за небольшой высоты, малого срока работы и недостаточного охвата территории. В Путоране (подзона лесотундры, северная тайга) сосудистая флора составляет 411 видов (40 % от западно-саянской), в Бырранге (тундровая зона) — 220 видов (21.5 %). Отмечается уменьшение выделов нижних поясов: в Западном Саяне — 8 поясных выделов (включая пояс прибрежно-долинной растительности), на Енисейском кряже — 5, в Путоране — 7, в Бырранге — 4. К северу сокращается число высотно-ценотических групп: в Западном Саяне оно максимально — 12, в Енисейском кряже — 10, в Путоране — 11, в Бырранге — 6. Для Западного Саяна последовательность, численность и удельный вес ВЦГ выражаются следующим образом: 0 ВЦГ — растения, исчезнувшие при затоплении Саянского водохранилища, 22 таксона (2.1 %); I — растения полосы периодического затопления, 36 (3.5 %); II — растения долин степного и лесного поясов, 57 (5.6 %); III — растения пояса горных степей, 223 (21.7 %); IV — растения степей, остепненных и боровых лесов, 113 (11.0 %); V — растения пояса древесной растительности (очень сложная ВЦГ из 5 подгрупп), 255 (24.9 %); VI — растения лесов, заходящие в гольцы, 54 (5.3 %); VII — высотные убиквисты — 14 (1.4 %); VIII — растения подгольцово-субальпийского пояса, 96 (9.3 %); IX — растения альпийско-тундрового пояса, заходящие в леса, 63 (6.1 %); X — растения альпийско-тундрового пояса, 67 (6.5 %); XI — растения гольцовых пустынь, заходящие в леса, 6 (0.6 %); XII — растения гольцовых пустынь, 21 (2 %).

Одна из специфических черт распределения видов в южных горах — дифференциация видов и целых ВЦГ не только по высоте, но и по горизонтали в зависимости от экспозиции склонов, растительных сообществ и пр. Это обусловлено большим многообразием условий и более выраженными различиями во влиянии экспозиций на местный климат, а через это на размещение сообществ и распределение видов. Некоторые из групп в южных горах следовало бы называть не высотно-ценотическими, а просто ценотическими.

С перемещением по широте не только появляются новые, но меняется характер одних и тех же ВЦГ, представленных на Енисейском меридиане.[3] Наиболее яркая специфика Западного Саяна — степные ВЦГ, составленные в значительной мере дериватами древнесредиземноморской флоры. В то же время лесные ВЦГ, включая IV, состоят не только, а подчас и не столько из бореальных, сколько из монтанных растений флоры юга Сибири, особенно алтае-саянской. Меняется характер ВЦГ убиквистов: на севере для нсе типичны гипарктические виды, равномерно представленные по всему профилю, в Западном Саяне — бореальные виды, поскольку основная часть профиля облесена. Поэтому убиквисты на севере примыкают к горно-тундровым, на — юге к лесным ВЦГ.

Разнообразие и большая благоприятность условий на юге способствуют высокой видовой насыщенности на профиле и возрастанию межвидовой конкуренции. Следствием является повышенная диффузность распределения видов, что выражается в прерывистости графиков их высотного распределения даже при достаточном количестве высотных профилей. В Западном Саяне ново и сосредоточение ряда видов одного рода в одной ВЦГ. Так, в IIIа ВЦГ 5 видов рода *Stipa*, 4 — *Helictotrichon*, 8 — *Poa*. Это свидетельствует о том, что экологические требования видов, вполне обособившихся систематически, пока слабо дифференцировались, они могут произрастать совместно в сходных условиях одного пояса. Отсюда вывод: морфолого-систематическая дивергенция опережает экологическую. Более благоприятная среда способствует дифференциации видов по более узким экотопам. Так, степные и горностепные виды в СШЗ сосредоточиваются не в одной, а в 4 ВЦГ.

Несмотря на широту диапазона высот в СШЗ, здесь слабее выражена морфолого-систематическая дифференциация таксонов на профиле, чем в субарктических

---

[3] Енисейский меридиан — совокупность зонально-ландшафтных смен на тяготеющих к Енисею территориях от Енисейского залива до Улуг-Хема. В нашем случае имеется в виду преимущественно правобережье Енисея с его горными поднятиями.

горах (Куваев, 1998): лишь иногда она достаточно отчетлива (*Vaccinium vitis-idaea* subsp. *vitis-idaea* — *V. vitis-idaea* subsp. *minus*).

Флористические и ценотические отношения в южных горах Сибири благодаря иным условиям (климат, массивность гор и др.) оказываются гораздо сложнее по сравнению с горами Субарктики, что затрудняет сравнительный анализ.

На основании собственных и литературных данных (Серебряков, 1945; Piekoš, 1968; Куваев, 1978, 1980, и др.) предварительно можно рекомендовать высотные интервалы при прокладке профилей для выявления высотного распределения видов растений в Евразии: южнее 55° — 200 м, от 55° до Полярного круга (66° 33′) — 100 м, севернее Полярного круга — 70 м.

Благодарности

Благодарим А. Н. Роденкова за помощь в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Куваев В. Б. Закономерности высотного распределения растений в приполярных горах Евразии // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1175—1187.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980. 252 с.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений Енисейского кряжа // Биол. ресурсы и биоценозы Енисейской тайги. М., 1991. С. 229—256.

Куваев В. Б. Высотное распределение и формообразование сосудистых растений евразиатской Субарктики // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI вв.: Тез. II (X) съезда РБО. СПб. 1998. Т. 2. С. 193—194.

Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений нижней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 4. С. 39—60.

Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений лесной (средней) части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 11. С. 24—39.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Серебряков И. Г. Анализ высотного распределения сосудистых растений горных ельников Заилийского Алатау // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50. Вып. 5—6. С. 126—137.

Piekoš H. Rozmieszczenie roślin regla dolnego i górnego na Sarniej Skale, Krokwi i Zysankach w Tatrach // Fragm. Flor. et Geobot., Krakow, 1968. 14(3). P. 317—393.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва
Саяно-Шушенский биосферный заповедник
Красноярский край, пос. Шушенское

Получено 21 V 1999

SUMMARY

More than 20 altitudinal profiles were laid in Sayano-Shushensky reserve (West Sayan, Russia) starting from Sayan Reservoir, 540 m above sea level up to peaks with the height 2440 m. Sample plots each 100 m^2 were laid with a gap 100 m vertically. The profiles included 1027 species which comprise nearly the whole vascular flora of the reserve. The species were divided into 12 altitudinal-coenotic groups (ACG). Concentration of several species of one genus in the same ACG is considered to be characteristic. The West-Sayan ACG, particularly in the lower part of the profile, unites the species that are connected with Old-Mediterranean region and with Altay-Sayan system (see also Kuvaev, Sonnikova, 1998a, b).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.475

© Л. В. Орлова

СИСТЕМА ДИКОРАСТУЩИХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ *PINUS* (*PINACEAE*) РОССИИ. 1. ПОДРОД *STROBUS*

L. V. ORLOVA. THE SYSTEM OF NATIVE AND INTRODUCED *PINUS* (*PINACEAE*) SPECIES IN RUSSIA. 1. SUBGENUS *STROBUS*

В статье предлагается несколько измененный вариант системы рода *Pinus* L. для видов, произрастающих в диком виде и культивируемых на территории России.
Ключевые слова: система, *Pinus*, подрод *Strobus*, *Pinaceae*.

В данной статье изложены результаты критического изучения гербарных материалов по дикорастущим и интродуцированным видам рода *Pinus* с территории России, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Лесотехнической академии (KFTA) и Санкт-Петербургского государственного университета (LECB), собственных сборов на Черноморском побережье Кавказа в ботаническом саду «Белые Ночи» (Дагомыс), Сочинском дендрарии, дендропарке «Южные культуры» (Адлер), Ленинградской обл., включая Санкт-Петербург с окрестностями, а также материалов, любезно присланных нам A. Farjon из Гербария Королевского ботанического сада Кью (K).

Род *Pinus* L. многократно подвергался таксономическим ревизиям (Endlicher, 1847; Engelmann, 1880; Mayr, 1890; Koehne, 1893; Shaw, 1914; Pilger, 1926; Mirov, 1967; Little, Critchfield, 1969; Landry, 1974, 1995). Однако до сих пор остается довольно много спорных вопросов, касающихся его систематики.

Одной из общепризнанных и широко распространенных является система E. Little, W. Critchfield (1969), которые выделяют в роде *Pinus* 2 подрода: *Strobus* (ранее *Haploxylon*), объединяющий более 30 видов, и *Pinus* (ранее *Diploxylon*), в который входит более 60 видов. Подрод *Strobus* включает 2 секции и 5 подсекций: в секции *Strobus* выделяются 2 подсекции — *Cembra* и *Strobus*; секция *Parrya* содержит 3 подсекции — *Cembroides*, *Gerardianae* и *Balfourianae*. Подрод *Pinus* включает 2 секции и 9 подсекций: секция *Pinea* — подсекции *Leiophyllae*, *Canarienses* и *Pinea*; секция *Pinus* объединяет подсекции *Sylvestres* (более 20 видов), *Australes* (11 видов), *Ponderosae* (15 видов), *Sabinianae* (3 вида), *Contortae* (4—6 видов), *Oocarpae* (7 видов).

Несколько иной является использованная нами система, предложенная J. Van der Burgh (1973) и впоследствии немного видоизмененная Farjon (1984, 1996). Van der Burgh к 3 подсекциям секции *Parrya* добавил еще одну — монотипную подсекцию *Aristatae*. Подсекции *Leiophyllae* и *Pineae*, а также вид *P. lumholtzii* выделены им в отдельные секции, подсекция *Canarienses* включена в секцию *Sula*. Группа видов, родственных *P. halepensis*, выделена в отдельную подсекцию *Halepenses* и перенесена из секции *Pinus* в секцию *Pinea*. *P. pinaster* перенесена из секции *Pinus* в принимаемую этим автором секцию *Pinaster* Endl., в которую в качестве подсекций (*Australes*, *Contortae*, *Attenuatae*, *Oocarpae*, *Sabinianae*, *Torreyanae*, *Ponderosae*, *Pseudostrobus*) включены и большинство американских групп сосен, ранее (Little, Critchfield, 1969) в том же ранге, но в несколько другом объеме относимых к секции *Pinus*.

Проведенное нами исследование, основанное преимущественно на морфологических признаках вегетативных органов сосен, позволило внести ряд изменений в систему Van der Burgh (1973). При этом были учтены некоторые названия, предложенные E. Murrey (1983) для ряда таксонов.

В отношении российских видов мы согласны с предложенным Е. Кондратюком (1960) и Е. Г. Бобровым (1978) разделением секций *Cembra* Spach (=подсекция *Cembra* Loud., секция *Strobus*) и *Pinus* на ряды, однако другие положения этих авторов потребовали пересмотра. В частности, несколько изменен объем типовой секции рода *Pinus*. Основываясь на морфологических особенностях профиллов брахибластов, почек и зрелых стробилов, часть видов подсекции *Halepenses* (*P. pityusa*, *P.* × *istratovae* nothosp. nov., *P. stankewiczii*, *P. brutia*, *P. eldarica*) мы выделяем в отдельный ряд (ser. *Brutiae*), а типовой вид этой подсекции *P. halepensis* — в другой, монотипный ряд *Halepenses*. В секции *Pinus* значительно отличаются от других представителей этой секции по морфологическим признакам вегетативных органов (почки и их чешуи, профиллы, чешуевидные листья брахибластов) виды, включенные Бобровым (1978) и Кондратюком (1960) в ряды *Sinenses* Bobr. и *Nigrae* Kondr., а позднее Murrey (1983), выделенные в особые секции *Massonia* E. Murr. и *Nigria* E. Murr. Мы присоединяемся к мнению последнего монографа рода о таксономическом ранге данных групп, основываясь на собственных наблюдениях и исследовании гербарного материала. Поскольку секция *Massonia* Murr. принимается нами в более широком объеме, чем у Murrey, включая помимо подсекции *Massonianae* еще и секцию *Khasia*, то по правилу приоритета эта секция должна называться *Khasia* Mayr. Как показали наши исследования, по морфологическому строению вегетативных органов, а также некоторым особенностям морфологии молодых и зрелых репродуктивных органов *P. funebris* обнаруживает признаки, промежуточные между видами *P. sylvestris* и *P. densiflora*, что вполне подтверждает гипотезу Боброва о гибридном происхождении этого вида. Однако, на наш взгляд, он более близок к *P. densiflora* и другим представителям секции *Khasia* и потому должен входить в подсекцию *Massonianae* E. Murr. В пределах секции *Pinus* мы принимаем 2 подсекции — *Pinus* и *Montanae* (=ser. *Montanae* Kondr.). В подсекции *Pinus* в ранге самостоятельных видов мы признаем *P. sylvestris*, *P. cretacea*, *P. friesiana* и *P.* × *litvinovii* nothosp. nov., входящие в ряд *Pinus* (=*Sylvestres* Kondr.), а также *P. sosnowskyi*, *P. kochiana*, *P. armena* и *P. fominii*, принадлежащие ряду *Kochianae* ser. nova.

Несколько пересмотрен также объем секции *Pinaster* Endl., включающей в основном американские сосны. Она подразделяется на 2 подсекции: *Australes* Loud., в понимании Little, Critchfield (1969), и новую монотипную подсекцию *Pinaster*. Кроме того, мы согласны с этими авторами в отношении выделения группы видов сосен в особый таксон — подсекцию *Contortae* Little et Critchf. Однако, с нашей точки зрения, эта группа видов заслуживает более высокого таксономического статуса — ранга секции, которая по правилу приоритета должна называться *Banksia* Mayr и включает 3 подсекции: *Contortae* Little et Critchf., *Clausae* (E. Murr.) и *Taeda* Loud. Повышен до секции также ранг подсекций *Attenuatae* Van der Burgh (=sect. *Patulia* E. Murr.), *Oocarpae* Little & Critchf., *Ponderosae* Loud., *Pseudostrobi* Endl. и *Sabinianae* Loud. (=sect. *Sabinia* E. Murr.). В секции *Patulia* мы различаем 3 ряда: ser. *Patulae* (E. Murr.), ser. *Muricatae* (E. Murr.) и ser. *Attenuatae* (Van der Burgh); в секции *Oocarpia* E. Murr. — 2 ряда: ser. *Oocarpae* E. Murr. и ser. *Teocote* E. Murr. Секция *Sabinia* E. Murr. включает 2 подсекции — *Sabinianae* и *Torreyanae*. В первой из подсекций мы принимаем ряды *Sabinianae* (Loud.) E. Murr. и *Coulteranae* E. Murr.

В системе Little, Critchfield (1969) в подроде *Strobus* выделяются подсекции *Balfourianae*, *Gerardinae* и *Cembroides*, морфология вегетативных и репродуктивных органов которых настолько своеобразна, что эти подсекции несомненно заслуживают более высокого ранга — самостоятельных секций.

В результате проведенной ревизии рода в России выявлено 16 дикорастущих и 73 интродуцированных вида сосен. Эти виды отнесены к 2 подродам и 17 секциям рода.

Они расположены в порядке принимаемой нами системы. Для всех таксонов, названия которых публикуются впервые, приведены латинские диагнозы.

В данной работе рассматриваются только представители подрода *Strobus* (Dumort.) Lemm.

Род сосна *Pinus* L.

Pinus L., 1753, Sp. Pl. : 1000, p. p.; id., 1754, Gen. Pl., ed. 5 : 434, p. p.; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 159.

Лектотип: *P. sylvestris* L.

Подрод 1. *Strobus* (Dumort.) Lemm., 1895, Handb. of West-Amer. Cone-Bear., ed. 3 : 20; Little a. Critchf. 1966, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 991 : 50; Landry, 1974, Sous-genr. et sect. *Pinus* : 777. — *Pinus* § *Strobus* Dumort. 1827, Fl. Belg. : 10. — *Strobus* (Dumort) Opiz, 1854, Seznam : 94. — *Pinus* sect. *Haploxylon* Koehne, 1893, Deutsche Dendr. : 28. — *Pinus* subgen. *Haploxylon* (Koehne) Pilg., 1926, in Engl. u. Prantl, Nat. Pflanzenfam., Aufl. 2, 13 : 332; Ком., 1934, Фл. СССР, 1 : 162, sine auct. comb.; Малеев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 90; Gaussen, Heywood a. Charter, 1964, Fl. Europ. 1 : 35; Чер., 1973, Свод доп. измен. Фл. СССР : 369; Бобр., 1974, Фл. евр. части СССР, 1 : 109; он же, 1978, Лесообр. хв. СССР : 113; Gaussen H., Heywood V. H. a. Charter A. O., 1993, Fl. Europ., ed. 2, 1 : 43.

В срединной жилке хвоинок один проводящий пучок. Чешуевидные листья брахибластов, рыхло прилегающие к пучку хвоинок, перед опадением отклоняющиеся от оси, по краям с единичными или редкими, иногда (секц. *Cembroides*, *Gerardia*) с густыми бахромками. Чешуи верхушечных почек по краю голые (за исключением *P. parviflora*). Апофизы без острия (за исключением секции *Balfouria*).

Тип: *P. strobus* L.

В России представлен 4 секциями.

Секция 1. *Strobus* (Dumort.) Spach, 1842, Hist. Nat. Veg. (Phan.), 11 : 394; Малеев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 199; Little a. Critchf. 1969, U. S. Dept. Agr. Misc. Publ. 1144 : 8; Van der Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 90; Farjon, 1984, Draw. Descr. Gen. Pinus : 194. — *Pinus* § *Strobus* Dumort. 1827, Fl. Belg. : 10. — *Pinus* sect. *Strobi* (Loud.) Kom., 1934, Фл. СССР, 1 : 165, sine auct. comb., nom. illegit.; Чер., 1973, Свод доп. измен. Фл. СССР : 369.

Хвоинки по 5 в пучке, трехгранные, прямые или изогнутые, редкозубчатые по краям. Влагалища брахибластов до 3 см дл., чешуевидные листья брахибластов узколанцетные, с оттянутым основанием, по краям с единичными бахромками с широким основанием. Чешуи почек ланцетные или узколанцетные, расположенные почти мутовчато. Апофизы с терминальным пупком. Семена с неотделяющимся крылом или бескрылые.

Тип: *P. strobus* L.

В России представлена 2 подсекциями.

Подсекция 1. *Cembra* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2274; Малеев, 1949, Дер. куст. СССР, 1 : 192; Little a. Critchf. 1969, U. S. Dept. Agic. Misc. Publ. 1144 : 8. — *Pinus* sect. *Cembra* Spach, 1842, Hist. Nat. Veg. (Phan.), 11 : 398; Ком. 1934, Фл. СССР, 1 : 162, cum auct. Shaw, 1914; Rheder, 1949, Bibliogr. Cult. Trees Shrubs : 32; Малеев, 1949, Дер. и куст. СССР, 1 : 192; Чер. 1973, Свод доп. измен. Фл. СССР : 369; Hsueh, 1978, Fl. Reip. Popul. Sinicae 7 : 211.

Профиллы брахибластов 2—3 мм дл., широколанцетные, острые, прилегающие к их оси, лишь у *P. pumila* профиллы 2.5—3.5 мм дл., отклоненные от оси. Зрелые стробилы яйцевидно-конические, 3—14 см дл., нераскрывающиеся, опадающие целиком после созревания семян; семена с толстой кожурой, бескрылые.

Т и п: *P. cembra* L.

Представленные в России виды этой подсекции относятся к 3 рядам.

Р я д 1. *Koraienses* Bobr., 1978, Лесообр. хв. СССР : 117.

Профиллы брахибластов 2—3 мм дл., голые. Молодые побеги слегка опушенные беловатыми курчавыми волосками. Верхушечные почки яйцевидные, внезапно суженные в длинную острую верхушку. Зрелые стробилы 9—14 см дл., яйцевидно-конические или почти цилиндрические. Семена 12—17 мм дл., 6—8 мм шир. Довольно крупные деревья.

Монотипный ряд.

Т и п о в о й в и д этого ряда *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. является аборигенным для России (Дальний Восток), встречаясь также в Сев.-Вост. Китае и Корее. Широко культивируется во многих дендрариях (Москва, Санкт-Петербург, Алтайский край и др.).

Р я д 2. *Pumilae* Bobr., 1978, Лесообр. хв. СССР : 118.

Профиллы брахибластов 2.5—3.5 мм дл., голые. Молодые побеги густо опушенные буроватыми волосками. Верхушечные почки цилиндрические, заостренные. Зрелые стробилы 3—5 см дл., яйцевидные иди удлиненно-яйцевидные. Семена 6—9 мм дл., 4—6 мм шир. Небольшие деревья или кустарники.

Монотипный ряд.

Т и п о в о й в и д этого ряда *P. pumila* (Pall.) Regel является аборигенным для России (Вост. Сибирь и Дальний Восток), встречаясь также в высокогорьях Сев.-Вост. Китая, Кореи и Японии (о-ва Хонсю).

Культивируется в Европейской России.

Р я д 3. *Sibiricae* Bobr., 1978, Лесообр. хв. СССР : 122.

Молодые побеги и профиллы брахибластов (2—3 мм дл.) обычно густо опушенные рыжеватыми волосками, реже (у *P. albicaulis*) молодые побеги и профиллы голые. Верхушечные почки яйцевидные, коротко заостренные. Зрелые стробилы 5—13 см дл., яйцевидные. Семена 8—12 мм дл., 6—10 мм шир. Довольно крупные деревья.

Т и п: *P. sibirica* Du Tour.

Из 3 видов этого ряда в России представлены только 2: *P. sibirica* Du Tour, который является аборигенным (от северо-востока европейской части России до верховьев рек Лены и Алдана, в Забайкалье), встречаясь также в Сев. Монголии, а в культуре во многих районах Европейской России, и *P. cembra* L. (горы Европы), который также довольно широко культивируется в России.

П о д с е к ц и я 2. *Strobus* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2280; Little a. Critchf. 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 9; Van der Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol., 15 : 90; Farjon, 1984, Draw. Descr. Gen. Pinus : 194.

Профиллы брахибластов 1.5—3.5 мм дл., треугольные или широкотреугольные с туповатой верхушкой, отклоненные от их оси. Зрелые стробилы почти цилиндрические, 5—50 см дл., раскрывающиеся до опадения. Семена с более или менее тонкой кожурой, обычно с длинным, реже с рудиментарным крылом.

Т и п: *P. strobus* L.

В подсекцию входят 14 видов, распространенных в Сев. Америке, Мексике, Вост. Азии и в горах Балканского п-ова. Из них в России культивируются 10 видов, относящихся к 2 рядам.

Р я д 1. *Flexiles* (Shaw) Bobr., 1978, Лесообр. хв. СССР : 128. — *Pinus grex Flexiles* Shaw, 1914, Gen. Pinus : 28.

Апофизы утолщенные. Семена с рудиментарным крыловидным выростом.

Т и п: *P. flexilis* James.

Принадлежащие к этому ряду 2 североамериканских вида — *P. flexilis* James и *P. strobiformis* Engelm. — и восточноазиатский вид *P. armandii* Franch. культивируются в Европейской России и на Алтае.

Ряд 2. *Strobus* (Loud.) E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 19. — *Pinus* subsect. *Strobi* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2280.

Апофизы слабо утолщенные. Семена с длинным крылом, приросшим к семени.

Тип: *P. strobus* L.

В России культивируются североамериканские виды — *P. strobus* L. (довольно часто!), *P. ayacahuite* Ehrenb., *P. lambertiana* Dougl., *P. monticola* Dougl. et D. Don, европейский вид *P. peuce* Griseb. (довольно часто!), а также восточноазиатские виды — *P. wallichiana* A. B. Jacks и *P. fenzeliana* Hand.-Mazz.

Секция 2. Balfouria Mayr, 1890, Wald. Nordamer. 4 : 354; E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 11. — *Pinus* subsect. *Balfourianae* Englem. 1880, Trans. St. Louis Acad. Sci. 4 : 176; Van der Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 90; Farjon, 1984, Draw. Descr. Gen. Pinus : 194. — *Pinus* subgen. *Balfouria* E. Murr., 1983, l. c. : 11.

Хвоинки в пучках по 5, трехгранные, по краям цельные, остающиеся на побеге 10 лет и более. Влагалища брахибластов 0.6—1.3 см дл.; чешуевидные листья брахибластов, рыхло прилегающие к оси, широколанцетные по краям с редкими широкими пленчатыми бахромками. Верхушечные почки довольно крупные (до 1.5 см дл., 0.7—0.8 см шир.), с многочисленными узколанцетными чешуями, с сильно расширенным основанием, расположенными почти мутовчато. Апофизы с центральным пупком. Семена 4—8 мм дл., с крылом до 25 мм дл.

Тип: *P. balfouriana* Jeffrey ex A. Murray.

В России представлена 2 подсекциями.

Подсекция 1. *Balfourianae* Engelm. 1880, Trans. St. Louis Acad. Sci. 4 : 176.

Хвоинки саблевидно изогнутые, довольно толстые. Влагалища брахибластов 0.6—1.0 см дл.; чешуевидные листья брахибластов широколанцетные, рыжевато-светло-коричневые, без широкой светлой каймы, без заметной срединной жилки. Пупок с довольно коротким (до 6 мм дл.) острием.

Тип: *P. balfouriana* Jeffrey ex A. Murray.

В подсекцию входят 2 североамериканских вида — *P. longaeva* D. K. Bailey и *P. balfouriana* Jeffrey ex A. Murray. Оба культивируются в России на Черноморском побережье Кавказа (Сочинский дендрарий).

Подсекция 2. *Aristatae* Van der Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 90; Farjon, 1984, l. c. : 194.

Хвоинки прямые. Влагалища брахибластов 1.2—1.3 см дл.; чешуевидные листья брахибластов широколанцетные, рыжеватые, с широкой светлой каймой и хорошо выраженной средней жилкой. Пупок с длинным тонким острием (6—10 мм дл.).

Монотипная подсекция.

Секция 3. *Gerardia* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 13. — *Pinus* subsect. *Gerardianae* Loud., 1838, Arb. Frut. Brit. 4 : 2254; Little a. Critchf., 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 10; Van der Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 90; Farjon, 1984, Draw. Descr. Gen. Pinus : 194. — *Pinus grex Gerardianae* (Loud.) Shaw, 1914, Gen. Pinus : 40. — *Pinus* subgen. *Gerardia* E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 13.

Хвоинки в пучках по 3, уплощенные, с хорошо выраженным килем, по краям довольно редкозубчатые. Влагалища брахибластов 1.3—1.5 см дл., чешуевидные листья брахибластов широколанцетные, по краям густобахромчатые. Чешуи верхушечных почек широколанцетные, расположенные черепитчато, сближенные. Апофизы с центральным пупком и небольшим острием. Семена с очень коротким почти незаметным крылом.

Тип: *P. gerardiana* Wallich.

В секцию входят 2 восточноазиатских вида — *P. bungeana* Zucc. и *P. gerardiana* Wall., которые культивируются в России на Черноморском побережье Кавказа.

Секция 4. *Cembroides* (Engelm.) E. Murr., 1983, Kalmia, 13 : 12. — *Pinus* subsect. *Cembroides* Engelm. 1880, Trans. St. Louis Acad. Sci. 4 : 176, 178; Little et Critchf., 1969, U. S. Dept. Agric. Misc. Publ. 1144 : 10; Van der Burgh, 1973, Rev. Palaeobot. Palynol. 15 : 90; Farjon, 1984, Draw. Descr. Gen. Pinus : 194. — *Pinus* subgen. *Cembroides* E. Murr., 1983, l. c. : 12.

Хвоинки в пучках по 1—5(6), уплощенные без киля, реже трехгранные, слегка изогнутые, с неясно частозубчатыми или гладкими краями. Влагалища брахибластов 0.5—0.7 см дл., чешуевидные листья брахибластов короткие широколанцетные или почти треугольные с тупой верхушкой, по краям густобахромчатые. Верхушечные почки до 1 см дл., 0.3—0.4 см шир., цилиндрические; их чешуи короткие, треугольные с клиновидно суженной верхушкой, расположенные черепитчато. Апофизы с центральным пупком и небольшим острием. Семена бескрылые.

Тип: *P. cembroides* Zucc.

В секцию входят 8 североамериканских и мексиканских видов. Из них в России на Черноморском побережье Кавказа (Сочинский дендрарий) культивируется 2 вида — *P. cembroides* Zucc. и *P. edulis* Engelm.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.

Кондратюк Е. Дикорастущие хвойные Украины. Киев, 1960. 119 с.

Burgh J. van der. Hölzer der niederrheinischen Braunkohlenformation. 2. Hölzer der Braunkohlengruben «Maria Theresia» zu Herzogenrath, «Zukunft West» zu Eschweiler und «Victor» (Zülpich-Mitte) zu Zulpich. Nebst einer systematisch-anatomischen Bearbeitung der Gattung *Pinus* L. // Rev. Palaeobot. Palynol. 1973. Vol. 15. P. 73—275.

Endlicher I. L. Synopsis Coniferarum. Sangalli: Apud Scheitlin and Zollikofer. 1847. 368 p.

Engelmann G. Revision of the genus *Pinus* and description of *Pinus elliottii.* // Trans. St. Louis Acad. Sci. 1880. Vol. 4. P. 161—190.

Farjon A. Pines. Drawings and descriptions of the genus *Pinus*. Leiden, 1984. 220 p.

Farjon A. Biodiversity of *Pinus* (*Pinaceae*) in Mexico: speciation and palaeo-endemism // J. Linn. Soc. 1996. Vol. 121. P. 365—384.

Koehne E. Deutsche Dendrologie. 1893. XVI, 601 p.

Landry P. Les sous-genres et les sections du genre *Pinus* // Nat. Canad. 1974. Vol. 101. N 5. P. 769—779.

Landry P. A revised synopsis of the pines. 6: supplement to the subgenera // Phytologia. 1995. Vol. 78. N 4. P. 287—290.

Little E. L., Critchfield W. B. Subdivisions of the genus *Pinus* (Pines) // U. S. Dep. Agr. Forest Serv. Misc. Publ. 1969. N 1144. 51 p.

Mayr H. Die Waldungen von Nordamerica. 1890. 448 p.

Mirov N. T. The genus *Pinus*. New York, 1967. 602 p.

Murray E. Pinus: Unum minutum monographum generis pinorum (*Pinus* L.) // Kalmia. 1983. Vol. 13. P. 11—23.

Pilger R. Gymnospermae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig, 1926. Bd 13. S. 1—447.

Shaw G. R. The genus *Pinus* // Publ. Arnold Arbor. 1914. N 5. 96 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 XI 199–

SUMMARY

A slightly modified system of the genus *Pinus* for the species aboriginal and cultivated in Russia is proposed.

УДК 582.572.2 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© Г. Л. Кудряшова

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) КАВКАЗА

G. L. KUDRJASHOVA. THE SURVEY OF THE CAUCASIAN *ALLIUM* (*ALLIACEAE*) SPECIES

Представлен обзор дикорастущих луков Кавказа (51 вид) и ключ для их определения. Указаны типы и географическое распространение видов.

Ключевые слова: *Allium*, таксономия, Кавказ.

Работа является результатом многолетнего таксономического изучения (в ряде случаев с привлечением цитологического метода) луков Кавказа (Кудряшова, 1988а, б, 1990, 1992; Кудряшова, Попова, 1999). Обзор включает 51 дикорастущий вид вместо 66, указанных для флоры Кавказа А. А. Гроссгеймом (1949), и 69, указанных Н. Б. Чолокашвили (1975). Приведен ключ для определения кавказских луков. Учтены номенклатурные изменения, данные таксономической и флористической литературы, указаны типы и географическое распространение видов. Работа выполнена на основе гербариев LE, ERE, TBI, а также собственных сборов луков на Кавказе.

Обзор рода *Allium* выполнен для «Конспекта флоры Кавказа» и представлен в соответствии с принятой для этого издания формой (Меницкий, 1991). Виды расположены по системе, предложенной Чолокашвили (1975).

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ РОДА *ALLIUM*

1. Листья с ланцетной или широкоэллиптической пластинкой, 3—8 см шир., на черешке . . . . 2.
— Листья без черешка, цилиндрические, полуцилиндрические, или плоские, ремневидные до узколанцетных . . . . 3.
2. Луковицы узкие, прикреплены к корневищу; наружные оболочки луковиц сетчато-волокнистые. Листочки околоцветника 4—5 мм дл., беловато-зеленоватые . . . . 1. *A. victorialis*.
— Луковицы округлые, без корневища, наружные оболочки луковиц волокнистые. Листочки околоцветника 9—12 мм дл., белые . . . . 42. *A. ursinum*.
3. Луковицы от продолговатых до продолговато-яйцевидных или конических, собраны по нескольку на общем корневище . . . . 4.
— Луковицы округлые или овальные, одиночные, не имеют общего корневища . . . . 14.
4. Оболочки луковиц, особенно наружные, сетчато-волокнистые . . . . 5.
— Оболочки луковиц не бывают сетчатыми . . . . 7.
5. Околоцветник желтый, в гербарии белеющий . . . . 12. *A. scabriscapum*.
— Околоцветник другого цвета, бледно- или ярко-розовый . . . . 6.
6. Внутренние тычинки с зубцами при основании . . . . 10. *A. pseudostricium*.
— Все тычинки без зубцов . . . . 11. *A. szovitsii*.
7. Оболочки луковиц бумагообразные или почти кожистые, тогда листья полые, цилиндрические, 2—6 мм шир. . . . . 8.
— Оболочки луковиц жесткокожистые, раскалывающиеся или волокнистые, расщепляющиеся на нитевидные волокна . . . . 9.
8. Листочки околоцветника белые или розоватые, неблестящие, на верхушке обычно туповатые. Листья плоские, 4—5 мм шир. . . . . 2. *A. albidum*.
— Листочки околоцветника от розовых до фиолетовых, блестящие, длиннозаостренные. Листья полые, цилиндрические, 2—6 мм шир. . . . . 3. *A. schoenoprasum*.
9. Чехол в 1.5—3.0 раза длиннее зонтика, носик его превышает основание в несколько раз . . . . . . 10.
— Чехол короче зонтика, с коротеньким носиком . . . . 11.
10. Околоцветник темно-розовый, почти пурпурный. Зонтик шаровидный, густой. Растения до 60 см выс. . . . . 5. *A. globosum*.
— Околоцветник бледно-розовый, иногда почти белый. Зонтик полушаровидный. Растения до 30 см выс. . . . . 4. *A. saxatile*.
11. Оболочки луковиц кожистые, темно-бурые. Тычинки равны околоцветнику или едва его превышают . . . . 9. *A. samurense*.
— Оболочки луковиц волокнистые или неясно сетчато-волокнистые, расщепляющиеся на нитевидные волокна. Тычинки в 1.5—2.0 раза длиннее околоцветника . . . . 12.
12. Листочки околоцветника 5—6 мм дл., туповатые, розово-фиолетовые, с неясной жилкой . . . . 6. *A. albovianum*.
— Листочки околоцветника 3.5—5.0 мм дл., на конце заостренные, розовые или ярко-розовые, с отчетливой жилкой . . . . 13.

13. Листья нитевидные, 0.5—1.0 мм шир. . . . . 7. *A. gunibicum*
— Листья плоские, 2—4 мм шир. . . . . 8. *A. daghestanicum*
14. Внутренние тычинки расширенные, наверху с нитевидными зубцами, средний из которых несет пыльник, или с короткими лопастями при основании 15
— Все тычиночные нити простые, без зубцов и лопастей 29
15. Внутренние тычиночные нити с лопастями при основании. Околоцветник темно-вишнево-красный . . . . 47. *A. cardiostemon*
— Внутренние тычинки с нитевидными зубцами наверху, средний из которых несет пыльник 16
16. Оболочки луковиц явственно сетчатые, цветки от фиолетовых до буро-зеленых . . 23. *A. dictyoprasum*
— Оболочки луковиц не сетчатые, цельные или волокнистые 17
17. Листья полые, цилиндрические или полуцилиндрические 18
— Листья плоские 22
18. Околоцветник зеленовато-белый или зеленый. Пыльники зеленые . . . . 24. *A. affine*
— Околоцветник розовый, темно-красный или пурпуровый 19
19. Нити тычинок в 2 раза короче околоцветника. Листочки околоцветника 7—9 мм дл. . . . 25. *A. aucheri*
— Нити тычинок длиннее листочков околоцветника. Цветки более мелкие 20
20. Зонтик обычно с луковичками. Листочки околоцветника розовые, гладкие . . . . 26. *A. vineale*
— Зонтик без луковичек, околоцветник темно-пурпуровый, наружные листочки околоцветника по килю шероховатые 21
21. Нити тычинок по краю гладкие, без выростов . . . . 22. *A. sphaerocephalon*
— Нити тычинок (особенно внутренние) по краю реснитчатые . . . . 21. *A. fuscoviolaceum*
22. Нити тычинок короче околоцветника 23
— Нити тычинок длиннее околоцветника 26
23. Цветоножки более или менее равные 24
— Цветоножки неравные 25
24. Листочки околоцветника темно-пурпуровые. Цветоножки в 2—3 раза длиннее околоцветника . . . . 16. *A. ponticum*
— Листочки околоцветника почти белые с фиолетовой жилкой. Цветоножки в 1.5—2.0 раза длиннее околоцветника . . . . 20. *A. talyschense*
25. Листочки околоцветника длиннозаостренные, розовые, блестящие . . . . 14. *A. erubescens*
— Листочки околоцветника туповатые, от красных до почти фиолетовых, при основании иногда беловатых . . . . 13. *A. rotundum*
26. Листочки околоцветника белые с зеленой жилкой . . . . 17. *A. leucanthum*
— Листочки околоцветника окрашены по-другому 27
27. Листочки околоцветника пурпурно-фиолетовые . . . . 18. *A. atroviolaceum*
— Листочки околоцветника розовые или беловатые с пурпурной жилкой 28
28. Листочки околоцветника розовые . . . . 19. *A. pseudoampeloprasum*
— Листочки околоцветника почти белые с пурпурной жилкой . . . . 15. *A. gramineum*
29. Стебель в надземной части высоко одет листовыми влагалищами 30
— Стебель только в подземной части одет листовыми влагалищами 43
30. Чехол (по крайней мере, одна его половина) в 2—5 раз длиннее зонтика 31
— Чехол короче зонтика или едва его превышает 39
31. Зонтик с луковичками . . . . 38. *A. oleraceum*.
— Зонтик без луковичек . . . . 32.
32. Нити тычинок короче околоцветника . . . . 33.
— Нити тычинок длиннее околоцветника . . . . 35.
33. Цветоножки очень неравные (0.5—6.0 см дл.). Зонтик многоцветковый. Растения до 60 см выс. . . . . 34.
— Цветоножки мало различаются по длине (0.3—1.5 см). Зонтик малоцветковый. Растения до 15 см выс. . . . . 35. *A. kunthianum*.
34. Околоцветник грязно-розовый или грязно-фиолетовый, тусклый . . . . 39. *A. lenkoranicum*.
— Околоцветник ярко-розовый, блестящий . . . . 37. *A. paniculatum*.
35. Околоцветник белый или желтый . . . . 36.
— Околоцветник розовый различных оттенков . . . . 37.
36. Околоцветник белый. Зонтик многоцветковый. Растения до 60 см выс. . . . . . . 31. *A. convallarioides*.
— Околоцветник желтый. Зонтик малоцветковый. Растения до 15 см выс. . . . . 33. *A. pseudoflavum*.
37. Околоцветник розовый (иногда желто-розовый), листочки околоцветника покрыты налетом так же, как цветоножки и верхняя часть стебля («принудрены») . . . . 34. *A. paczoskianum*.
— Растения без налета . . . . 38.
38. Тычинки в 1.5 раза длиннее околоцветника . . . . 32. *A. stamineum*.
— Тычинки едва длиннее околоцветника . . . . 36. *A. rupestre*.
39. Листья узколинейные 1—2 мм шир. . . . . 40.
— Листья линейные или эллиптические, 0.5—10.0 см шир. . . . . 43.
40. Наружные оболочки луковиц цельные, перепончатые, блестящие . . . . 30. *A. rubellum*.
— Наружные оболочки луковиц сетчато-волокнистые . . . . 41.
41. Внутренние тычиночные нити вдвое шире наружных. Листочки околоцветника 7—10 мм дл., бледно-розовые. Оболочки луковиц явственно сетчатые . . . . 29. *A. callidictyon*.
— Все тычиночные нити шиловидные. Листочки околоцветника 4—6 мм дл. Оболочки луковиц неясно сетчатые . . . . 42.

-2. Цветоножки очень неравные, в 3—10 раз длиннее околоцветника. Листочки околоцветника бледно-розовые. Растения 25—50 см выс. . . . 28. *A. inaequale.*
— Цветоножки мало различаются по длине, в 2—3 раза длиннее околоцветника. Листочки околоцветника ярко-розовые. Растения 10—25 см выс. . . . 27. *A. moschatum.*
43. Листья 0.2—0.8 см шир., в 1.5—2.0(3.5) раза превосходят цветонос по длине. Листочки околоцветника розово-фиолетовые, 0.8—1.1 см дл., 0.4 см шир., эллиптические . . . 43. *A. oreophilum.*
— Листья короче или равны по длине стеблю, если превосходят его по длине, тогда листочки околоцветника другого цвета и формы . . . 44.
44. Зонтик немногоцветковый, с луковичками (иногда без них), цветки поникающие. Околоцветник белый или слегка розоватый . . . 45.
— Зонтик многоцветковый, пучковатый или полушаровидный, без луковичек. Цветки не поникающие, на прямых цветоножках . . . 46.
45. Стебель трехгранный, лист один, почти равный стеблю или немного длиннее его, 1—2 см шир. . . . 41. *A. paradoxum.*
— Стебель округлый, листьев 2—3, ширина их 0.5—0.7 см . . . 40. *A. candolleanum.*
46. Тычинки короче околоцветника . . . 47.
— Тычинки длиннее околоцветника . . . 50.
47. Листочки околоцветника после отцветания твердеющие и сохраняющие свою форму . . . 48.
— Листочки околоцветника после отцветания увядающие, опадающие или скручивающиеся . . . 49.
48. Листочки околоцветника светло-сиреневые, ланцетные, длинно шиловидно заостренные . . . 45. *A. derderianum.*
— Листочки околоцветника ярко-розовые, темно-сиреневые, с различными переходами между ними, эллиптически ланцетные, на конце продолговато заостренные . . . 44. *A. akaka.*
49. Листья 0.5—2.5 см шир. Листочки околоцветника 4—5 мм дл. Растения 30—60 см выс. . . . 50. *A. decipiens.*
— Листья 3—5 см шир. Листочки околоцветника 6—8 мм дл. Растения 60—80 см выс. . . . 51. *A. grande.*
50. Околоцветник беловатый или грязно-зеленовато-фиолетовый. Листочки околоцветника 8—12 мм дл., после отцветания твердеющие и вверх торчащие . . . 46. *A. caspium.*
— Околоцветник розовый или пурпуровый. Листочки околоцветника после цветения увядающие, опадающие или скручивающиеся . . . 51.
51. Околоцветник розовый . . . 49. *A. woronowii.*
— Околоцветник темно-пурпуровый . . . 48. *A. mariae.*

Allium L.

Subgen. 1. *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo

Sect. 1. *Anguinum G.* Don. f. ex Koch

1. *A. victorialis* L., 1753, Sp. Pl. : 295.

Описан по гербарным материалам из Швейцарии и Италии.

ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт., Лори.

Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Галушко, 1978 : 162).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев. (Зап. и Вост. Сибирь), Вост. (Дальн. Вост.), Юго-Вост. Азия; Северная Америка.

Sect. 2. *Rhizirideum G.* Don f. ex Koch

2. *A. albidum* Fisch. ex Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 260. — *A. albidum* Fisch., 1812, Catal. hort. Gorenk. : 10, nom. nud.; Besser, 1816, Catal. hort. cremen. : 5, nom nud. — *A. angulosum* var. *caucasicum* Regel, 1875, Тр. Петерб. бот. сада, 3 : 145 (All. Monogr.). — *A. albidum* Bieb. subsp. *caucasicum* (Regel) Stearn, 1978, Ann. Mus. Goulandris, 4 : 126; id. 1980, Fl. Europ. 5 : 54; Kollmann, 1984, Fl. Turk. 8 : 116. — *A. angulosum* auct. non L.: Bieb., 1808, 1 : 265.

Описан с Кавказа (Bieberstein, 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 265, N 657, *A. angulosum*): «in Caucasi subalpini saxosis». Лектотип (Кудряшова, Попова, 1999 : 115): «*Allium angulosum* varietas *albidum.* Ex Caucaso [M. Bieberstein]» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК: В. Кум., Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел., Пшад.-Джубг.; ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан.

Указан для ВЗ: Мург.-Муровд., Караб. (Гроссгейм, 1949 : 615; Карягин, 1952 : 140).

Сев., Центр., Юго-Вост. (Крым) Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

Sect. 3. *Schoenoprasum* Koch

3. *A. schoenoprasum* L., 1753, Sp. Pl. : 301.

Описан по материалам из Европы и Сибири.

ЗК; ЦК; ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Гроссгейм, 1949 : 615); ВЗ: Караб.; ЮЗ: Нах., Ю. Караб. (Карягин, 1952 : 142).

Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Сев., Юго-Зап., Ср., Центр., Вост. Азия; Северная Америка.

Sect. 4. *Oreiprason* F. Herm.

4. *A. saxatile* Bieb., 1798, Tabl. Prov. Casp. : 114. — *A. ruprechtii* Boiss., 1884, Fl. Or. 5 : 264; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 208; он же, 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 128; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 614; Сосновский, 1941, Фл. Груз. 2 : 474; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 524; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 163. — *A. savranicum* auct. non Bess., 1818: Введ. 1935, Фл. СССР 4 : 184, pro syn. *A. saxatile*; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк. : 615.

Описан из окрестностей Курт-Булака Хизинского р-на в Азербайджане («in abruptis sterilissimis circa Kurt-Bulak»).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.

Центр. Европа.

5. *A. globosum* Bieb. ex Redoute, 1807, Liliacees, 3 : tab. 179.

Описан с Кавказа («In collibus sterilibus lapidosis Caucasi, circa Tiflin Iberiae»). Лектотип (Чолокашвили, 1964, in herb.): «Ex Caucaso rutheno. Bieb.» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ман.-Самур.; СЗЗ; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Араг.

Указан для ЗП: Аз.-Куб. (Галушко, 1978 : 164), З. Ставр. (Галушко, 1978 : 164; Танфильев, Кононов, 1987 : 26); ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1978 : 164).

Центр., Вост. Европа; Сев., Ср., Центр., Вост. Азия.

6. *A. albovianum* Vved., 1935, Фл. СССР, 4 : 187; Чолокашвили, 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 25 : 83. — *A. gracile* Albov, 1895, Мат. фл. Колх. : 239, non Ait. — *A. otschiauriae* Tscholok., 1965, цит. соч. : 100.

Описан с Западного Кавказа. Тип: «Mingrelia, m. Dzhwari, pasc. alp., N. A.[lbov], 1893») (G?).

ЗЗ: Инг.-Рион. (Мингрелия); ЦЗ: Карт.-Ю. Ос. (Пшавия).

Эндемик.

7. *A. gunibicum* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 208. — *A. mirzajevii* Tscholok., 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 25 : 87. — *A. charadzeae* Tscholok. 1965, цит. соч. : 92. — *A. chevsuricum* Tscholok., 1965, цит. соч. : 94. — *A. salthynicum* Tscholok., 1965, цит. соч. : 98.

Описан из Дагестана («Даг. 900—1500»). Лектотип (Введенский, 1935 : 188) «из Гуниба» : «Caucasus, Gunib, 25 VIII 1885, Radde» (LE! iso — TBI).

ВК: Ассо-Арг. (Чечня — приток р. Фортанги, Грузия — Хевсуретия), В. Сулак (Дагестан — Мсхельтский, Унцукульский, Гергебильский, Левашинский районы).

Эндемик.

Виды, названия которых приведены в синонимах, невозможно отличить от *A. gunibicum*, так как признаки, указанные для них как видовые, не выходят за пределы изменчивости *A. gunibicum*: луковицы более или менее узкие, луковичные чешуи варьируют по окраске от розовых до фиолетовых, ширина листьев от 1 до 2 мм, длина листочков околоцветника от 3.8 до 6.0 мм, окраска листочков околоцветника от розово-сиреневой до розово-фиолетовой.

8. *A. daghestanicum* Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 208; Введ., 1935, Фл. СССР, 4 : 188; Чолокашвили, 1965, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 25 : 95, descr. emend.

Описан из Дагестана («Даг. высокогорная зона»). Лектотип (Гроссгейм, 1940 : 131): «Дагестан (Харигабуртли)» (TBI).

ВК: В. Сулак (Мехельтский р-н: пер. Харига-буртли, окрестности с. Данух, Арвани).

Эндемик.

9. *A. samurense* Tscholok., 1967, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 26 : 69.

Описан из Дагестана. Тип: «Левый берег р. Самур. Близ сел. Кича. На сухих мелкощебнистых склонах, 20 VIII 1966, Н. Чолокашвили» (TBI, iso — LE!).

ВК: Ман.-Самур. (Дагестан, Рутульский р-н, по левому берегу р. Самур).

Эндемик.

Sect. 5. *Reticulato-bulbosa* R. Kam.

10. *A. pseudostrictum* Albov, 1895, Мат. фл. Колх. : 238. — *A. adzharicum* M. Pop. 1941, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 10 : 16. — *A. szovitsii* auct. non Regel, 1875: Введ., 1935, Фл. СССР, 4 : 153; Колак., 1938, Фл. Абх. 1 : 244; Гроссг., 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 130; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 614; Сосновский, 1941, Фл. Груз. 2 : 473; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 2 : 139; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 524; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 162; Kollmann, 1984, Fl. Turk. 8 : 116.

Описан из Западного Закавказья. Тип: «Mingrelia: jug. Askhi, pasc. alp. 1893. N 486. N. Alboff» (LE!).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Урун-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах.

Указан для ВЗ: Караб. (Гроссгейм, 1949 : 614; Карягин, 1952 : 139) (sub *A. szovitsii*).

Юго-Зап. Азия (Турция, Ирак).

Примечание. Этот вид отличается от *A. szovitsii*, с которым его долгое время отождествляли, внутренними тычинками с зубцами при основании. У *A. szovitsii* все тычинки простые, без зубцов, шиловидные, на что указано в первоописании. К сожалению, Н. М. Альбов в первоописании не сравнил свой вид с *A. szovitsii* и не указал на отличия между ними, что, вероятно, послужило причиной синонимизации *A. pseudostrictum* (см.: Михеев, 1983).

11. *A. szovitsii* Regel, 1875, All. Monogr. : 171.

Описан из Восточного Закавказья. Тип: «Prov. Caucasi; Karabagh in cacumine montis Kins. 18. sept. 1829. Szovits» (LE!).

ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.

Эндемик.

12. *A. scabriscapum* Boiss. et Kotschy, 1854, Diagn. Ser. 1 (13) : 31.

Описан из северного Ирана. Тип: «In saxosis montis Elburs [«Elbrus» errore] pr. pagum Passagala. 8 jun. 1843. Kotschy, 262» (G, photo — LE!).

ЮЗ: Дар., Нах.

Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран), Ср. Азия.

Subgen. 2. *Allium*

Sect. 1. *Allium*

13. *A. rotundum* L., 1762, Sp. Pl. ed. 2, 1 : 423. — *A. waldsteinii* G. Don f. 18[illegible] Monogr. Gen. Allium : 17. — *A. cilicicum* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Or. Ser. 17 : 115. — *A. gracilescens* Somm. et Lévier, 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 13 : 51. — *A. jalae* Vve[illegible] 1934, Бюл. Среднеаз. унив. 19 : 126. — *A. scorodoprasum* subsp. *rotundum* (L.) Stea[illegible] 1978, Ann. Mus. Goulandris, 4 : 178.

Описан из Южной Европы.

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Урун-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ; ЮЗ[illegible] ЮЗ; Т.

Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия.

14. *A. erubescens* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 242.

Описан с Восточного Кавказа («Am Strande des Kaspischen Meeres in der frühere[illegible] Herrschaft Kuba»). Тип: (B?).

ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Ширв., Мург.-Муров[illegible] Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЦК; ЗП; ЗК (Косенко, 1970 : 527; Галушко, 1978 : 164; Танфилье[illegible] Кононов, 1987 : 26); СЗЗ; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ (Гроссгейм, 1949 : 613).

Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

15. *A. gramineum* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 239. — *A. ampeloprasoides* (Miscz Grossh., 1924, in Grossh. et Schischk. Sched. herb. Pl. Orient. Exicc. 1—8, 10 : N 31. — *A. fominianum* Miscz., 1924, in Grossh. et Schischk. Sched. herb. Pl. Orient. Exicc. 1—[illegible] 22 : N 80. — *A. fominii* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк., 1 : 203.

Описан из Армении («Am Flusse Kharssakh im russichen Armenien auf Basaltbode[illegible] c. 3000′ hoch»). Тип: (B?).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Севан., Ю. Кара[illegible]

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

16. *A. ponticum* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. изд. 1, 1 : 206.

Описан из Закавказья («Гр.: Бат., Кут., Тиф.»). Лектотип (Гроссгейм, 194[illegible] 118): Боржоми «Transcaucasia, pr. Tiflis, distr. Gori, inter st. ferr. Daba et Tzagwe[illegible] 19 VI 1920. W. Kozlowsky». [Det. A. Grossheim] (LE!).

ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЗЗ: Туап.-Адл. (Косенко, 1970 : 526).

Юго-Зап. Азия (Турция).

17. *A. leucanthum* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 240. — *A. ampeloprasum* auct. n[illegible] L. 1753 : Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 204. — *A. ampeloprasum* var. *leucanthu*[illegible] (C. Koch) Ledeb., 1852, Fl. Ross. 4 : 164. — *A. leucanthum* var. *tridentatum* Ogan. 199[illegible] Флора, раст., раст. ресурсы Армении, 12 : 12.

Описан из Восточного Закавказья («In der schirwanschen Ebene auf Mergelbode[illegible] c. 50—200′ hoch.») Тип: (B?).

ВП; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах.; [illegible]

Указан для ЗП: З. Ставр.; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; В. Сулак., Ман-Самур. (Галушко, 1978 : 164); СЗЗ: Анап.-Гел. (Гроссгейм, 1949 : 613); ВЗ: Алаз-Агрич. (Карягин, 1952 : 157).

Эндемик.

18. *A. atroviolaceum* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 7 : 112. — *A. firmotu-nicatum* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 48; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 204; Введ., 1935, Фл. СССР, 4 : 240. — *A. atroviolaceum* Boiss. var. *firmotunicatu*[illegible] (Fomin) Grossh., 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 120.

Описан из Ирана. Т и п: «In hortis et vineis pagi Sabst-Buschom prope Schiraz, Kotschy, 450» (G, foto — LE!).

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Центр., Юго-Вост., Вост., Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция, Ирак, Иран, Афганистан), Ср. Азия.

19. *A. pseudoampeloprasum* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 204.

Описан из Южного Закавказья. Т и п: «Transcaucasia, Armenia, Shorbulag prope Erivan in declivibus siccis, 18 VII 1919, A. Grossheim» (LE!).

ВЗ: Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция).

20. *A. talyschense* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 204.

Описан из Талыша («Аз: Бак. обл. Ленк.»). Л е к т о т и п (Кудряшова, h. l.): «Prov. Baku, distr. Lenkoran, in Kyz-jurdy prope custodium N 1, 8000′. In declivibus siccis, 23 VII 1917, A. Grossheim» (LE!).

Т.

Эндемик.

21. *A. fuscoviolaceum* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 50. — *A. regelianum* auct. non A. Beck. ex Iljin, 1929 : Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 242; Гроссг., 1949, Опред. раст. Кавк. : 612.

Описан из Турции. Т и п: «In prov. Kars, in monte Askjar-dagh prope Sarykamysch, S. Michailowsky» (TBI).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Ю. Караб.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 26).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев. Иран).

22. *A. sphaerocephalon* L., 1753, Sp. Pl. : 297. — *A. guttatum* auct. non Stev., 1809: Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 202; Введ., 1935, Фл. СССР, 4 : 239; Косенко, 1970, Опред. высш. раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 526.

Описан по гербарным материалам из Европы: Италии, Швейцарии.

ЗП; ЦК: В. Кум.

Указан для ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК; ЦК: Малк., В. Тер.; ВК (Гроссгейм, 1940 : 123; он же, 1949 : 612; Галушко, 1978 : 165); СЗЗ (Гроссгейм, 1949 : 612).

Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция).

23. *A. dictyoprasum* C. A. Mey. ex Kunth, 1843, Enum. Pl. 4 : 390. — *A. viride* Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 201.

Описан из Южного Закавказья («Armenia, Szovits»). Л е к т о т и п (Гроссгейм, 1940 : 122): Нахичевань, «In valle Koschadara et in salsi prov. Nakitschiwan. Szovits» (LE!).

ЮЗ: Ерев., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, зап. Сирия, сев. Ирак, сев.-зап. Иран).

24. *A. affine* Ledeb., 1852, Fl. Ross. 4 : 166. — *A. mishtschenkoanum* Grossh. 1924, in Grossh. et Schischk. Sched. Herb. Pl. Orient. Exicc. 1—8 : N 4. — *A. artvinense* Miscz. ex Grossh. 1928, Фл. Кавк. 1 : 203. — *A. transcaucasicum* Grossh., 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 123.

Описан из Закавказья («Hab. in provinciis caucasicis. Iberia! Wilhelms pl. exs., pr. Tiflis! C. Koch l. c., Somchetia! Hohenack. pl. exs.»). Л е к т о т и п (А. А. Гроссгейм в:

Ш. Кутателадзе, 1971 : 14): «In provinciis caucasicis: Iberia, Wilhelms» (Hb. Ledeb. 991. 10) (LE!).

ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.. Караб.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ЮЗ: Ерев., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (Ливан, Сирия, Иран).

A. *transcaucasicum*, приводимый в синонимах, как показало исследование Погосяна (1988), не заслуживает ранга самостоятельного вида.

25. *A. aucheri* Boiss., 1846, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 7 : 116. — *A. ledschanense* Conrath et Freyn, 1896, in Bull. Herb. Boiss. 4 : 190; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 205: он же, 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 119.

Описан по материалам из Турции и Ирана. Лектотип (Wendelbo, 1971 : 50): «Armenia, Aucher Eloy — Herbier d'Orient N 2192» (G, foto — LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Севан.

Указан для ВК: Даг. (Гроссгейм, 1949 : 613; Галушко, 1978 : 165); ЮЗ: Ю. Караб. (Гроссгейм, 1949 : 613).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

26. *A. vineale* L., 1753, Sp. Pl. : 299.

Описан из Германии.

ЗЗ: Абх.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг.; Т.

Указан для ЗЗ: Инг.-Рион.; ЮЗ: Ю. Караб. (Гроссгейм, 1949 : 611).

Атл., Сев., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия.

Sect. 2. *Scorodon* Koch

27. *A. moschatum* L., 1753, Sp. Pl. : 298.

Описан из Южной Европы.

ЗК: Адаг.-Пшиш.; ЦК: В. Кум.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур.; СЗЗ: Анан.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. ОС.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗ: Севан.; Т.

Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 26. Указание сомнительно и, по-видимому, относится к *A. inaequale*); ЦК: В. Тер. (Галушко, 1978 : 165); ЮЗ: Ерев. (Гроссгейм, 1949 : 616).

Южн., Юго-Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция).

28. *A. inaequale* Janka, 1860, Linnaea, 30 : 603.

Описан из Восточной Европы.

ЗП; ВП; ВК: В. Сулак.

Указан для ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Урун-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур. (Гроссгейм, 1949 : 616; Галушко, 1978 : 165).

Юго-Вост., Вост. Европа; Ср. Азия.

29. *A. callidictyon* C. A. Mey. ex Kunth, 1843, Enum. Pl. 4 : 413. — *A. lacerum* Freyn, 1892, Osterr. Bot. Zeitschr. 42 : 373; Введ. 1935, Фл. СССР, 4 : 202; Гроссг. 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 127; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 615; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 2 : 144. — *A. incisum* Fomin, 1909, Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 52. — *A. araxanum* Fomin ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 211.

Описан из Северного Ирана («Persia borealis»). Лектотип (Введенский, 1935 : 201): «In collibus sterilissimis lapidosis circa Khoi et Seidchodschi prov. Aderbeidschan. Szovits» (LE!).

ЮЗ: Нах.

Указан для ЮЗ: Дар., Занг., Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1989 : 145).

Юго-Зап. Азия (Турция, сев.-вост. Ирак, зап. Иран).

30. *A. rubellum* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 264. — *A. syntamanthum* C. Koch, 1849, Linnaea, 22 : 238. — *A. albanum* Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 211. — *A. rubellum* subsp. *syntamantum* (C. Koch) Ogan. 1999, Флора, раст., раст. ресурсы Армении, 12 : 12.
Описан из Грузии. Тип: «Ex Iberia. Marschall Bieberstein» (LE!).
ЦК: В. Кум. (Бештау, Пятигорск); ВК; ЦЗ; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах., Мегр.-Зап., Ю. Караб.; Т.
Указан для ЦК: В. Тер. (Галушко, 1978 : 167); ЗК (редко, Гроссгейм, 1949 : 615).
Юго-Зап. (сев. Турция, Иран), Ср. (Туркмения) Азия.

Примечание. А. И. Погосян (1997) в статье о хромосомных числах однодольных из Закавказья приводит вид *A. umbilicatum* Boiss.: «Армения, Мегринский р-н, окр. Агарака, урочище Хачи-дзор, 27.06.1986, А. Погосян. № 133266 [ERE]». Этот вид известен во флоре Ирана, он очень близок к весьма полиморфному и широко распространенному в Южном Закавказье *A. rubellum* Bieb. По всей вероятности, речь идет о находке одной из форм *A. rubellum*.

Sect. 3. *Codonoprasum* Koch

31. *A. convallarioides* Grossh., 1924, in Grossh. et Schischk. Sched. Herb. Pl. Orient. Exsicc. 1—8, 28 : N 107. — *A. myrianthum* Boiss., 1844, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 1, 5 : 59, p. p. excl. typo; Гроссг., 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 134; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 616; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 2 : 147; Тахт., Ан. Фед., 1972, Фл. Ерев. : 323.
Описан из Армении. Тип: «Transcaucasia, pr. et distr. Erivan prope Dzhirvish, in siccis, 20 VII 1919, A. Grossheim» (LE!).
ВЗ: Ширв.; ЮЗ: Ерев., Нах.; Т.
Указан для ЮЗ (sub. *A. myrianthum*): Мегр.-Зап. (Карягин, 1952 : 147), Ю. Караб. (Гроссгейм, 1949 : 616).
Юго-Вост. Европа (Крым); Юго-Зап. (сев.-вост. Ирак, Иран), Ср. Азия.

32. *A. stamineum* Boiss., 1859, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 2, 4 : 119.
Описан по материалам из Греции, Турции, Ирана, Сирии, Ливана. Лектотип (Введенский, 1935 : 202): «Carya, 1843, Pinard» (G, iso, photo — LE!).
ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Ю. Караб.
Юго-Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран, Ирак).

33. *A. pseudoflavum* Vved., 1934, Бюл. Среднеаз. ун-та, 19 : 123. — *A. flavum* auct. non L.: Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 212 — *A. stamineum* Boiss., 1859, Diagn. Pl. Or. Nov. Ser. 2, 4 : 119, p. p., excl. typo. — *A. schchianae* Ogan., 1999, Флора, раст., раст. ресурсы Армении, 12 : 10.
Описан из Армении. Тип: «Transcaucasia, Armenia, distr. Nor-Bajazet. In montibus prope pag. Subbotan, 7 VIII 1928, O. Zedelmejer, T. Gejdeman.» (LE!).
ЦЗ: Лори; ВЗ: Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зап., Ю. Караб.; Т.
Указан для ЗП: З. Ставр. (Гроссгейм, 1940 : 132; Косенко, 1970 : 526; Галушко, 1978 : 162; Танфильев, Кононов, 1987 : 26), однако, по-видимому, эти указания относятся к *A. paczoskianum* Tuzs.
Юго-Зап. Азия (Иран, Турция).

34. *A. paczoskianum* Tuzs., 1913, Bot. Kozl. 12 : 190. — *A. pulchellum* G. Don f., 1827, Monogr. Allium : 46, nom illeg.; Гроссг., 1928, Фл. Кавк. 1 : 212; он же, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 132; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 616; Введ., 1935, Фл. СССР, 4 : 204; Сосновский, 1941, Фл. Груз. 2 : 477; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 2 : 144; Косенко, 1970, Опред. высш раст. Сев.-Зап. Кавк. и Предкавк. : 526; Тахт. и Ан. Фед., 1972, Фл. Ерев. : 323; Галушко, 1978, Фл. Сев. Кавк. 1 : 166. — *A. coloratum* auct. non Sprengel, 1825: G. Don f., 1827, l. c. : 46, pro synonym *A. pulchellum* nom. superfl. — *A. flavum* subsp. *tauricum* (Bess. ex Reichenb.) K. Richt., 1890, Pl. Europ. 1 : 206. — *A. pseudopulchellum* Omelcz., 1962, Укр. бот. журн. 19, 2 : 24.

Описан из Крыма: «In stepibus tauricis inter Kachovka et Perekop».

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Урун-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев.

Указан для ЮЗ: Нах., Ю. Караб.; Т. (Гроссгейм, 1949 : 616; Карягин, 1952 : 145).

Юго-Вост. (Крым), Вост. Европа; Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

35. *A. kunthianum* Vved., 1935, Фл. СССР, 4 : 207. — *A. lepidum* Kunth, 1843. Enum. Pl. 4 : 408 (p. p. quoad pl. Hohenack.), non Ledeb., 1833.

Описан из Карабаха. Тип: «Caucasus. Dipsui Schuscha. Hohenacker» (LE!).

ЗК: Адаг.-Пшиш., Урун-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан.

Указан для ЮЗ: Нах., Ю. Караб.; Т. (Гроссгейм, 1949 : 616; Карягин, 1952 : 146).

Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

Примечание. Н. М. Альбов (1895) привел для Абхазии (гора Мамдзышха) вид *A. subquinqueflorum*, описанный из Турции E. Boissier (1882) по двум гербарным образцам: 1) из «Baibourt» (северо-восточная Анатолия), собранному Буржо, и 2) из «Khabackar» (понтийский Лазистан), собранному Балансой. Альбов отождествил свой гербарный материал с горы Мамдзышха с экземпляром Балансы и указал на существенные отличия его от образцов Буржо (число цветков в соцветии и форма лепестков). F. Kollmann (1984) также указала на разнородность материала, послужившего Boissier для описания вида, и отнесла образец Буржо к *A. tauricola* Boiss., а образец Балансы к *A. rupestre* Stev. Таким образом ею было отвергнуто название *A. subquinqueflorum*.

А. А. Гроссгейм (1928, 1940, 1949), Д. И. Сосновский (1941), Н. Б. Чолокашвили (1975), основываясь только на указании Альбова (так как ни гербария Альбова, ни гербария Boissier они не видели), принимали *A. subquinqueflorum* для флоры Кавказа. Другие авторы (Введенский, 1935; Колаковский, 1938, 1986) считали сомнительным нахождение этого вида в Абхазии, предполагая, что указание Альбова — результат неправильного определения материала с горы Мамдзышха (откуда известен только *A. kunthianum* Vved.).

Образец Альбова, по-видимому, находится в Женеве, поэтому его видовую принадлежность можно установить только предположительно. Так как сам Альбов считал его близким к экземпляру Балансы, в дальнейшем отнесенным Kollmann к *A. rupestre*, можно сделать вывод, что его следует определить как *A. kunthianum* — высокогорный вид, достоверно известный с горы Мамдзышха. Настоящий *A. rupestre* — обитатель более низких мест.

На основании этих данных мы считаем, что вид *A. subquinqueflorum* должен быть исключен из флоры Кавказа.

36. *A. rupestre* Stev., 1812, Mem. Soc. Nat. Moscou, 3 : 260.

Описан из Грузии. Тип: «Iberia, in rupibus Mtskhet ad fl. Aragwi, IX 1810, Steven» (H, iso — LE).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш.; СЗЗ; ЗЗ; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.

Юго-Вост. (Крым) Европа; Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

Примечание. Kollmann (1984) указала, что типовой образец *A. rupestre* хранится в Хельсинки, а изотип — в Ленинграде. Однако в гербарии БИН не удалось обнаружить ни одного гербарного листа с этикеткой Стевена, соответствующей протологу. Среди гербария Биберштейна есть два экземпляра *A. rupestre*, которые, очевидно, являются аутентичными (этикетки не удалось прочитать полностью): 1) «*A. rupestre* Stev. nov. 1810»; 2) «Habitat ad Tiflis».

37. *A. paniculatum* L., 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 978. — *A. karsianum* Fomin, 1909. Вестн. Тифл. бот. сада, 14 : 51.

Описан из Европы: Австрии, Италии.

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Урун-Теб.; В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак, Ман.-Самур.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Занг., Ю. Караб.

Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Юго-Зап. Азия.

38. *A. oleraceum* L., 1753, Sp. Pl. : 299.

Описан из Европы: Швеции, Германии.

ВК: Ман.-Самур.
Указан для ЗП: З. Ставр. (Танфильев, Кононов, 1987 : 26).
Атл., Сев., Центр., Вост. Европа.

39. *A. lenkoranicum* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 214.
Описан из Талыша: «Бак. (Ленк. [оранский] у.».
Т.
Юго-Зап. (сев. Иран), Ср. Азия.

Subgen. 3. *Amerallium* Traub.

Sect. 1. *Molium* G. Don f. ex W. Koch

40. *A. candolleanum* Albov, 1895, Мат. фл. Колх. 1. : 240. — *A. circassicum* Kolak. 1955, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 18 : 4.
Описан из Абхазии: «Abchasia: m. Kutysh (declivitas boreali-orientalis) pasc. alp. (N. A.[lbov], 1892». Тип: (G?).
ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.
Указан для ЗК: Бело-Лаб.; ЦК: В. Тер. (Галушко, 1978 : 167).
Эндемик.

Sect. 2. *Briseis* (Salisb.) Stearn

41. *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don f., 1827, Monogr. Allium : 72. — *Scilla paradoxa* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 267.
Описан из Грузии. Тип: «Ex Iberia, com. Fischer, cui Wilhelms a. 1817» (LE!).
ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Нах., Мегр.-Зан.; Т.
Указан для ВК: В. Сулак. (Галушко, 1978 : 167).
Юго-Зап. (Иран), Ср. Азия.

Sect. 3. *Ophioscordon* (Wallr.) Vved.

42. *A. ursinum* L., 1753, Sp. Pl. : 300.
Описан из Европы.
ЗП: З. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак.; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Мург.-Муровд.
Указан для ЗП: Аз.-Куб., ЗК: Бело-Лаб.; ЗЗ: Адж. (Дмитриева, 1990 : 140).
Атл., Сев., Центр., Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.

Subgen. 4. *Melanocrommyum* (Webb et Berth.) Rouy

Sect. 1. *Porphyroprason* Ekberg

43. *A. oreophilum* C. A. Mey, 1831, Verzeichn. Pfl. Cauc. : 37.
Описан с Восточного Кавказа. Тип: «Tufandagh. 31 july 1830. N 271. C. A. Meyer» (LE!).
ВК: Ман.-Самур., Кубин.; ВЗ: Алаз.-Агрич.
Указан для ЦК: В. Тер. (Галушко, 1973 : 325; он же, 1978 : 167).
Юго-Зап. (Иран, Афганистан, Пакистан), Ср. Азия.

Sect. 2. *Acanthoprason* Wendelbo

44. *A. akaka* S. G. Gmel. ex Schult. et Schult. f., 1830, Syst. Veg. 7, 2 : 1132. — *A. akaka* var. *regale* S. Tam., 1935, Feddes Repert. (Beih.), 4, 30—32 : 163. — *A. materculae* Bordz., 1915, Зап. Киев. общ. естествоисп. 25, 1 : 73.

Описан из Ирана: «In provincia Ghilan (1770—72), Pallas». Тип: (B?).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Нах., Занг.; Т.

Указан для ЮЗ: Дар., Мегр.-Зан. (Габриэлян, 1989 : 145).

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

45. *A. derderianum* Regel, 1875, Тр. Петерб. бот. сада, 3 : 242.

Описан из северного Ирана: «Habitat in Persia boreali (leg. Derderian, Kotschy, Jenisch». Лектотип (Кудряшова, h. l.): «Persia, Derderian» (LE!).

Указан для ЮЗ: Нах. (Ордубадский р-н), Занг. (Кафанский р-н, гора Хуступ) (Габриэлян, Таманян, 1982 : 229; Погосян, 1985 : 356; Габриэлян, 1989 : 146).

Юго-Зап. Азия (Иран).

Примечание. Произрастание *A. derderianum* в Закавказье нуждается в подтверждении. Во «Flora iranica» (Wendelbo, 1971) этот вид, близкий к *A. akaka* S. G. Gmel., считается эндемиком Ирана. Для Кавказа (Нахичевани) *A. derderianum* был приведен А. А. Гроссгеймом (1928). Затем А. И. Введеиский (1935). очевидно, следуя Гроссгейму, указывал его для Южиого Закавказья предположительно, так как гербарного материала по этому виду в БИН нет. Но поздиее Гроссгейм (1940 : 139) исключил *A. derderianum* из флоры Кавказа, поскольку оказалось, что предыдущее (в 1928 г.) его указание этого внда для Нахичевани было результатом «ошибочного определения вида *A. woronowii*», что было ясно отражено в синонимике к *A. woronowii* Miscz. ex Grossh.: «*A. derderianum* (non Regel) — Гроссгейм, 1 : 216» (Гроссгейм, 1940). В такой же трактовке *A. derderianum* auct. приводился Карягиным (1952), Kollmann (1984). Вид *A. woronowii* не близок к *A. derderianum* (н *A. akaka*), отиосится к другой секции, поэтому неправомерно было прнводить его в синонимах к *A. derderianum*, как это было сделано Э. Ц. Габриэляи и К. Г. Таманян (1982) и затем Габриэлян (1989), сообщившнх о находке *A. derderianum* в Закавказье (Нахичевани и Армении). А. И. Погосян (1985) также сообщил о находке *A. derderianum*, но как о внде из родства *A. akaka* в тех же райоиах, в Нахичевани, в Ордубадском р-не, и в Армении, в Кафанском р-не на горе Хуступ. Н. П. Чолокашвили (1975) включила этот вид в конспект кавказских луков без комментариев.

Тем не менее остается неясным, действнтельно ли на горе Хуступ найдеи *A. derderianum*, так как гербария, собранного Габриэлян и Погосяиом мы ие вндели, описание и рисунок, представленные Погосяном, и гербариые экземпляры Н. В. Мирзоевой с горы Капуджух, определеииые как *A. derderianum* (о ее сборах упоминают Габриэлян и Таманян), тождественны *A. akaka*.

В БИН в большом количестве представлен гербарий по *A. akaka*, в том числе из Кафанского и Ордубадского районов. Это очеиь вариабельный вид по размерам всего растения, по ширине, длиие и форме листьев, окраске, форме, размерам листочков околоцветника. Сравиение гербарного материала по *A. akaka* с лектотипом *A. derderianum* (LE) показало, что последний очень мало отличается от *A. akaka* и только по более узким и длинным шиловидным листочкам околоцветника, но именно об этом признаке не упоминается у вышеприведенных авторов.

Sect. 4. *Kaloprasum* C. Koch

46. *A. caspium* (Pall.) Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 265. — *Crinum caspium* Pall., 1773, Reise..., 2 : 736.

Описан с Западного побережья Каспийского моря. Тип: «Circa mare Caspium. N. Sokoloff» (?).

Указан для ВП: Тер.-Кум. (Гроссгейм, 1928 : 217; он же, 1940 : 138; он же, 1949 : 617; Галушко, 1978 : 167).

Юго-Вост. Европа; Юго-Зап., Ср. Азия.

Sect. 5. *Melanocrommyum* Webb. et Berth.

47. *A. cardiostemon* Fisch. et Mey, 1840, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 6 : 43.

Описан из Южного Закавказья (Нахичевань). Тип: «In argilosis vallis Koschadara. 10 junii 1829. Szovits» (LE!).

ЦЗ: Триал.-Н. Карт.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Нах.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран, Ирак).

48. *A. mariae* Bordz., 1915, Зап. Киев. общ. естествоисп. 25, 1 : 71.

Описан из Южного Закавказья (Нахичевань). Тип: «Transcaucasia. Aserbaidzhan. Prope pagum Czinanab in districtus Nachiczewan, 20 IV 1914, T. A. Roop.» (KW, iso — LE!).

ЮЗ: Нах.

Эндемик.

49. *A. woronowii* Miscz. ex Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 217. — *A. leonidis* Grossh., 1936, Тр. Бот. инст. Азерб. фил. АН СССР, 2 : 246; Гроссг., 1940, Фл. Кавк. изд. 2, 2 : 140; он же, 1949, Опред. раст. Кавк. : 618; Карягин, 1952, Фл. Азерб. 2 : 159. — *A. eginense* auct. non Freyn: Погосян, 1997, Бот. журн. 82, 6 : 117. — *A. struzlianum* Ogan. 1999, Флора, раст., раст. ресурсы Армении, 12 : 11.

Описан из Турции. Тип: «Эриванская губ. Сурмалинский у. Между селами Казикопаран и Такялту, каменистые склоны, 9 VI 1913, № 12442. Ю. Воронов» (LE!).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев. Иран).

50. *A. decipiens* Fisch. ex Schult. et Schult. f., 1830, in Roem. et Schult. Syst. Veg. 7, 2 : 1117.

Описан из Восточной Европы.

ЗП: Аз.-Куб., З. Ставр.; ЦК: В. Кум.

Указан для ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб. (Галушко, 1978 : 166); СЗЗ: Анап.-Гел. (Зернов, 2000 : 29).

Юго-Вост., Вост. Европа; Средиз.; Ср., Центр. Азия.

51. *A. grande* Lipsky, 1894, Тр. Петерб. бот. сада, 13 : 343.

Описан с Восточного Кавказа. Тип: «Дагестан, Петровск, 2 V 1891, В. Липский» (LE!).

ВК: Ман.-Самур.

Эндемик.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Альбов Н. М. Материалы для флоры Колхиды // Тр. Тифлис. бот. сада. 1895. Т. 1. С. 1—289.

Введенский А. И. Род Лук — *Allium* L. // Флора СССР. Л., 1935. Т. 4. С. 112—280.

Габриэлян Э. Ц. Сем. Лилейные — *Liliaceae* // Красная книга Армянской ССР. Растения. Ереван. 1989. С. 145—164.

Габриэлян Э. Ц., Таманян К. Г. Новые и редкие виды флоры Армении // Биол. журн. Армении. 1982. Т. 35. № 3. С. 227—229.

Галушко А. И. Новые и редкие растения Северного Кавказа // Новости сист. высш. раст. Л., 1973. Т. 10. С. 324—330.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Ростов н/Д, 1978. Т. 1. 318 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Тифлис, 1928. Т. 1. 296 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1940. Т. 2. 284 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Дмитриева А. А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1990. Т. 2. 280 с.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья. М., 2000. 129 с.

Карягин И. И. Род Лук — *Allium* L. // Флора Азербайджана. Баку, 1952. Т. 2. С. 134—162.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Сухуми, 1938. Т. 1. 322 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. 2-е изд. Тбилиси, 1986. Т. 4. 362 с.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 614 с.

Кудряшова Г. Л. Цитотаксономическое исследование *Allium saxatile* (*Alliaceae*) и близких к нему видов на Кавказе и в европейской части СССР // Бот. журн. 1988а. Т. 73. № 5. С. 665—669.

Кудряшова Г. Л. Род *Allium* секции *Codonoprasum* (подсекция *Longistamineum*) флоры СССР // Бот. журн. 1988б. Т. 73. № 10. С. 1397—1401.

Кудряшова Г. Л. Кариосистематические заметки о кавказских видах рода *Allium* (*Alliaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 829—832.

Кудряшова Г. Л. Конспект видов рода *Allium* (*Alliaceae*) Кавказа // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 86—88.

Кудряшова Г. Л., Попова Т. Н. К таксономии луков *Allium albidum* и *A. flavescens* (*Alliaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 11. С. 113—116.

Кутателадзе Ш. И. Номенклатурные типы видов, описанных из окрестностей Тбилиси. Тбилиси, 1971. 139 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1531.

Михеев А. Д. Новые флористические находки на Северном Кавказе // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1983. С. 95—98.

Погосян А. И. Цитотаксономическое исследование *Allium derderianum* (*Alliaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 3. С. 356—361.

Погосян А. И. Цитотаксономическое исследование *Allium affine* и *Allium transcaucasicum* (*Alliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 5. С. 669—674.

Погосян А. И. Числа хромосом некоторых видов однодольных из Закавказья // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 117—118.

Сосновский Д. И. Род *Allium* L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1941. Т. 2. С. 466—486. (На груз. яз.).

Танфильев В. Н., Кононов В. Н. Каталог дикорастущих растений Ставропольского края Ставрополь, 1987. 114 с.

Чолокашвили Н. Б. К изучению системы рода *Allium* L. // Зам. сист. и геогр. раст. Тбилиси. 1975. Вып. 31. С. 36—54.

Bieberstein M. Flora taurico-caucasica. T. 1. Charkoviae, 1808. 428 p.

Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1882. Vol. 5. 868 S.

Koch C. Beitrage zu einer Flora des Orientes // Linnaea. 1849. Vol. 22. S. 177—338.

Kollmann F. Allium L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. Davis Edinburgh, 1984. Vol. 9. P. 98—211.

Wendelbo P. Allium L. // Flora Iranica / Ed. by K. H. Rechinger. Graz—Austria, 1971. N 76 S. 3—100.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 7 VII 2000

УДК 582.683.2

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© **В. И. Дорофеев**

НОВЫЙ ВИД РОДА *HORNUNGIA* (*BRASSICACEAE*)

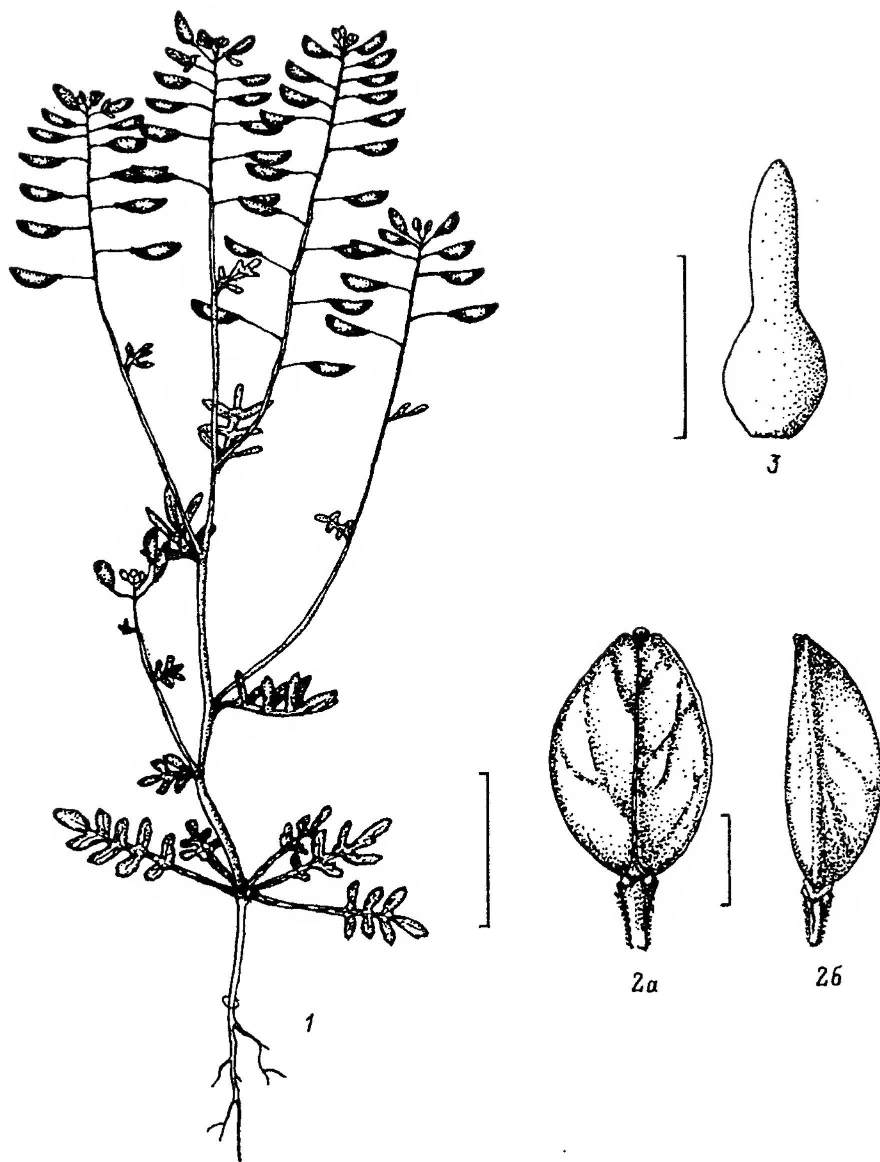
V. I. DOROFEYEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *HORNUNGIA* (*BRASSICACEAE*)

Впервые для Кавказа приводится род *Hornungia* (триба *Lepidieae*), что значительно расширяет известный ареал рода на северо-восток вплоть до северо-западных берегов Каспийского моря. Описан новый вид рода — *H. angustilimbata*.

Ключевые слова: *Hornungia*, *Brassicaceae*, новый вид, Кавказ.

Олиготипный род *Hornungia*, представленный короткоживущими однолетниками, распространен на территории юго-запада Евразии от Испании до восточных пределов Турции (Heywood, 1964; Hedge, 1965) и северных районов Ирака (N. Iraq, Rowanduz Corge, near the Khalifan Entrance, 17 IV 1943, A. Eig, M. Zogary (HUJ!); MAM, Zakho at the old bridge, N 3718, Hadač, Agnew and Walid (PR) (Hedge, Lamond, 1980)). Кроме того, род представлен на территории Северной Африки от Туниса до Марокко.

Внешне представители рода *Hornungia* напоминают виды родов *Hymenolobus*, *Iberis*, *Thlaspi* и особенно *Lepidium*. Однако он хорошо отличается количеством развивающихся семян в плоде. У рода *Lepidium* плоды двусеменные, у *Hymenolobus*



Hornungia angustilimbata.

1 — общий вид растения; *2* — стручочек: *а* — вид сверху, *б* — вид сбоку; *3* — лепесток. Масштабная линейка: *1* — 1 см; *2а, б* — 1 мм; *3* — 0.5 мм.

они многосеменные, а у *Hornungia* в каждом плоде развиваются только 4 семени, по 2 в каждой камере.

Представители рода обитают в теплых районах умеренных областей и субтропиках с относительно мягкой, умеренно влажной весной и сухим жарким летом.

До сих пор известная восточная граница распространения рода в Европе ограничивалась пределами Украины (Одесса, Крым) (Котов, 1979). Находка, рассматриваемая в данной статье, «продлевает» ареал рода до Каспийского побережья Дагестана. Возникшая протяженная дизъюнкция в ареале от Крыма до Каспия, возможно, связана с плохой изученностью весенних флор Кавказа.

Обнаруженные Б. А. Коротяевым в 1990 г. в Дагестане экземпляры этого рода (LE) ближе всего стоят к *H. petraea* (L.) Reichenb., однако они имеют несколько слабозаметных, но существенных отличительных деталей.

У крымских экземпляров *H. petraea* ноготок чуть у́же отгиба, а у экземпляров, собранных в Дагестане, отгиб находится в более редуцированном состоянии и приблизительно в 1.5—2 раза у́же округлого ноготка (см. рисунок). Стручочки у европейских экземпляров *H. petraea* достигают 2.5 мм дл., а у дагестанских — 3 мм дл. Эти признаки позволяют расценивать кавказские экземпляры как самостоятельный вид, имеющий, кроме того, ареал, значительно изолированный от родового.

Hornungia angustilimbata V. I. Dorof. sp. nov.

Herba ephemera vernalis. Caulis erectus, ramosus, 4.5—11 cm lg., pilis ramosis obtectus. Folia pinnatipartita, glabra, inferna petiolata, supera sessilia. Pedicelli fructiferi recti horizontales, 3—4 mm lg., pilis ramosis obtecti. Sepala 0.5 mm lg. Petala alba 0.5 mm lg., limbo lineari, ungue abbreviato orbiculato. Siliculae ellipsoideae, 2.5—3 × 1.5—2 mm, loculis duobus biseminatis. Stylus subnullus, valvae subcarinatae. Semina mucilaginosa, 0.5 × 0.3 mm lg., embryone pleurorrhizo.

Typus: Russia. NE Caucasus. Daghestan, in adjacentibus urbis Makhachkala, in fauce Talginskoje, declive schistosum, inter frutices, 25 IV 1990, B. A. Korotjaev (LE!).

Affinitas: Specie *H. petraea* (L.) Reichenb. affinis est, a qua limbo lineare et ungue orbiculato optime distinguitur.

Tabula: 1) habitus totius plantae; 2) silicula, a. dorso, b. latere; 3) petalum.

Весенние эфемеры. Стебель прямой, ветвистый, 4.5—11 см выс., покрыт ветвистыми волосками. Листья перисто-раздельные, голые. Нижние листья с черешками, верхние — сидячие. Плодоножки прямые, горизонтальные, 3—4 мм дл., покрыты ветвистыми волосками. Чашелистики 0.5 мм дл. Лепестки белые, 0.5 мм дл., отгиб линейный, ноготок короткий, округлый. Плоды эллипсоидальные, в очертании стручочки, 2.5—3 × 1.5—2 мм, в каждой из двух камер по 2 семени. Столбик слабозаметный, створки слабокилеватые. Семена ослизняющиеся, 0.5 × 0.3 мм. Зародыш бококорешковый.

Тип: Россия; Северо-Восточный Кавказ; Дагестан: окрестности г. Махачкалы, Талгинское ущелье, кустарники на щебнистом склоне, 25 IV 1990, Б. А. Коротяев (LE!).

Родство: от близкородственного *Hornungia petraea* (L.) Reichenb. хорошо отличается линейным отгибом лепестков и более крупными плодами.

Растения нового вида достаточно хорошо приспособились к раннему весеннему развитию. Ответной реакцией на раннюю и скоротечную вегетацию, когда насекомые практически не принимают участия в опылении, выработалась частичная редукция лепестков (см. рисунок), которая, возможно, идет параллельно с развитием клейстогамии.

Благодарности

Статья выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49198).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Котов М. И. Сем. *Brassicaceae* Burnett (Cruciferae Juss.) — Крестоцветные // Фл. европ. части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Hedge I. C. 29. *Hutchinsia* R. Br. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 343.

Hedge I. C., Lamond J. M. Tribe 2. *Lepidieae* // Flora of Iraq. Baghdad, 1980. Vol. 4. P. 2. P. 885—932.
Heywood V. H. 71. *Hornungia* Reichenb. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 317.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 III 2000

SUMMARY

The genus *Hornungia* is a new one for the Caucasian flora. It is represented by one species in the flora, *H. angustilimbata* V. I. Dorof. sp. nov.

Hornungia angustilimbata V. I. Dorof. sp. nov.

Herbs spring ephemeral. Stems erect, branched, 4.5—11 cm tall, with ramified hairs. Leaves pinnate, glabrous. Basal leaves petiolate, upper ones sessile. Pedicel in fruit straight, horizontal, 3—4 mm, with ramified hairs. Sepals 0.5 mm. Petals white, 0.5 mm, limb linear, ungue short, rounded. Fruit ellipsoidal, 2.5—3 × 1.5—2 mm, each with four seeds. Style almost lacking. Seeds mucilaginous, 0.5—0.3 mm. Embryo pleurorrhizus.

Type: Russia: North-East Caucasus, Daghestan, in the vicinity of town Makhachkala, gorge Talginskoye, shrubby schistose slope, 25 IV 1990, B. A. Korotjaev (LE!).

Affinity: it is clearly distinguished from *Hornungia petraea* (L.) Reichenb. by linear limb and rounded ungue.

Table: 1) herb; 2) fruit; a, dorsal; b, lateral; 3) petal.

УДК 582.715 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© **В. В. Бялт**

ЧТО ТАКОЕ *OROSTACHYS ERUBESCENS* (*CRASSULACEAE*)

V. V. BYALT. WHAT IS *OROSTACHYS ERUBESCENS* (*CRASSULACEAE*)

Рассматривается вопрос о таксономическом статусе *Orostachys erubescens*. Показано, что этот таксон должен рассматриваться в качестве синонима *O. spinosa*, тогда как *O. japonica* и *O. cartilaginea* являются самостоятельными видами.

Ключевые слова: систематика, *Crassulaceae*, *Orostachys*.

В ряде современных сводок, посвященных дальневосточным представителям сем. *Crassulaceae* DC., один из видов *Orostachys* Fisch. с беловато-розовыми цветками, собранными в длинные, рыхловатые, кистевидно-колосовидные соцветия, встречается под разными названиями. В одних случаях (Ohwi, 1953; Kim, 1974; Kitagawa, 1979; Fu, 1984; Knees, 1995; Безделева, 1995) это растение называют *Orostachys erubescens* (Max.) A. Berger, в других (Ohwi, 1965; Ворошилов, 1985) — *Sedum erubescens* (Max.) Ohwi, в третьих (Berger, 1930; Борисова, 1970; Ohba, 1978) — *O. japonica* (Max.) A. Berger. Для того чтобы разобраться в этом вопросе, необходимо обратиться к протологам таксонов.

Первым из этих таксонов был описан *O. erubescens* под названием *Umbilicus erubescens* (Maximowicz, 1859) с южного Амура (Бурейские горы, на юг от Хинганского поста) (LE, лектотип!). Из достаточно подробного диагноза и комментария к нему следует, что описываемый вид наиболее близок к *Orostachys spinosa* (L.) Sweet, но отличается от него по ряду признаков. Среди них наиболее существенными можно назвать скученные, грязновато-розовые цветки, собранные в узкое рыхловатое, колосовидное соцветие. При этом на типовом образце достаточно сложно разобрать первоначальную окраску цветков, так как цветки сильно побурели при сушке или от времени.

Позднее C. Maximowicz (1884) пересмотрел свои взгляды на этот таксон. Он поместил его в синонимы *O. spinosa* (под названием *Cotyledon spinosa*). В тексте оговаривается, что описанный ранее вид *Umbilicus erubescens* автор рассматривает как разновидность, однако новой комбинации «*Cotyledon spinosa* var. *erubescens*» он не сделал.

В этой же статье Maximowicz (1884 : 122) описал новый вид (*Cotyledon japonica* Maxim.) по гербарным образцам, привезенным из Японии («Japonia: Yokohama, culta, fine Octobris florens (ipse), in insula parva rupestri maris sic dicti mediterranei Suwo-nada, Novembri fl. (Oldham!)». LE syntypi!). По мнению автора: «A proxime affini praecedente [*C. malacophylla*], cujus flores simillimi sunt, differt tantum foliis pungentibus omnibus subsimilibus, nec inferioribus (rosularibus) latioribus. *C. thyrsiflora* distincta foliis, stylis, flore minore. *C. spinosa* magis differt foliis rosulae appendice cartilaginea dilatat teminatis spathulatis, floribus luteis, antheris concoloribus, stylis longioribus». Из вышесказанного следует, что данный таксон достаточно хорошо отличается от других видов горноколосников и прежде всего от *O. spinosa*, с которым сам Максимович отождествил свой более ранний таксон *Umbilicus erubescens*.

В синонимы к «*O. erubescens*» иногда включают *O. cartilaginea*, описанный А. Г. Борисовой (1939) с российского Дальнего Востока («Река Суйфун, д. Фадеевка, скалы на левом берегу, много на выступах, 11 IX 1931, В. Л. Комаров» (LE, голотип!)). Борисова отличает его от близкого вида *O. japonica* по наличию у *O. cartilaginea* хрящеватых придатков на листьях прикорневой розетки, которых у *O. japonica* не бывает. Они отличаются также размерами цветка (5—6 мм дл. у *O. cartilaginea* и около 8 мм у *O. japonica*), шириной и формой листьев (у *O. cartilaginea* они узкие, линейно-ланцетные, а у *O. japonica* более широкие, до узкояйцевидно-лопатчатых), длиной тычинок (у *O. cartilaginea* они заметно короче лепестков, тогда как у *O. japonica* они равны им или слегка превышают их), длиной стилодиев (у *O. cartilaginea* они заметно короче — около 1 мм дл., чем у *O. japonica* — около 2 мм), а также наличием у *O. cartilaginea* узких хрящеватых придатков на нижних стеблевых листьях и рядом других признаков.

Борисова не приводит отличий *O. cartilaginea* от *O. spinosa*, которые заключаются в следующем: колючки на хрящеватых придатках *O. cartilaginea* всегда короткие (менее 2 мм), а у *O. spinosa* они значительно длиннее (иногда до 0.5—1 см дл.), соцветие у *O. cartilaginea* обычно более рыхлое и короткое, кистевидно-колосовидное, и часто в основании слегка ветвистое (т. е. имеются небольшие боковые завитки с 2—3 цветками), а у *O. spinosa* оно всегда плотное, колосовидное, цветки всегда одиночные, а если соцветие ветвится, то в этом случае в основании главного колоса образуются дополнительные короткие колосья, а не отдельные завитки. Особенно четко видна разница в строении соцветий в момент плодоношения. Кроме того, венчик у *O. cartilaginea* белый, розовато-белый или реже зеленовато-белый, но не зеленовато-желтоватый или бледно-желтый, как у *O. spinosa*.

Типовой образец *Umbilicus erubescens* имеет больше сходства с типичным *O. spinosa*: у него длинное и достаточно плотное соцветие из одиночных цветков, хорошо развитые придатки с длинными колючками на верхушках. Строение цветка также сходно с таковым у *O. spinosa*. В то же время все вегетативные органы растения имеют интенсивную красноватую окраску, при этом цветки побуревшие и совершенно неясно, какого цвета они были изначально. Нам удалось обнаружить в Гербарии БИН РАН (LE) ряд других образцов *O. spinosa* с интенсивной антоциановой окраской всех вегетативных органов растений (из разных частей ареала этого вида), но при этом они имеют явную зеленовато-желтую окраску цветков.

На основании вышесказанного мы пришли к выводу, что *Umbilicus erubescens* Maxim. должен считаться синонимом *O. spinosa* (L.) Sweet, а *O. cartilaginea* Boriss. и *O. japonica* (Maxim.) A. Berger являются самостоятельными видами не имеющими ничего общего с «*O. erubescens*». В пользу самостоятельности последних двух видов свидетельствуют и исследования известного японского исследователя сем. *Crassulaceae* H. Ohba (1990), выявившего достаточно четкие морфологические отличия между ними.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделева Т. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. Т. 7. С. 214—235.

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. С. 8—134.

Борисова А. Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* DC. флоры СССР (добавления и изменения) // Новости сист. высш. раст. 1969 (1970). Т. 6. С. 112—121.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Berger A. Fam. *Crassulaceae* DC. // A. Engler, Prantl K. Naturliche Pflanzenfamilien. 2 Aufl. Leipzig, 1930. Bd 18a. S. 352—483.

Fu S. H. Fam. *Crassulaceae* DC. // Flora Reipublicae Popularis Sinicae / Ed. by S. H. Fu, K. T. Fu. Pekin, 1984. Vol. 34. Pt 1. P. 31—220.

Kim S. Fam. *Crassulaceae* // Flora Coreana. Phenyang, 1974. Vol. 3. P. 38—61.

Kitagawa S. Neolineamenta Florae Manshuricae or Enumeration of the spontaneous vascular plants hitherto known from Manchuria (North-Eastern Chine) together with their synonymy and distribution. Vadus, 1979. 715 p.

Knees S. G. Orostachys Fisch. // The European garden flora. A manual for the identification of plants cultivated in Europe, bouth out-of-doors and under glass. Cambridge, 1995. P. 185—186.

Maximowicz C. J. Umbilicus erubescens Max. / Primitae Florae Amurensis // Mém. Sci. St.-Pétersb. Sav. Etrang. 1859. Vol. 9. P. 114.

Maximowicz C. J. Crassulaceae / Diagnoses Plantarum Novarum Asiaticarum // Bull. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Pétersb. 1884. Vol. 29. P. 119—156.

Ohba H. Generic and Infrageneric classification of the Old World *Sedoideae* (*Crassulaceae*) // J. Fac. Sci. (Univ. Tokyo). Sect. 3. 1978. Vol. 12. N 4. P. 139—198.

Ohba H. Notes towards a monograph of the genus *Orostachys* (*Crassulaceae*) (1) // J. Jap. Bot. 1990. Vol. 65. N 7. P. 193—203.

Ohwi J. Crassulaceae DC. // Flora of Japan. 1953. P. 585—592.

Ohwi J. Flora Japonica. Washington, 1965. 1067 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 25 IV 2000

SUMMARY

Taxonomic status of *Orostachys erubescens* (Max.) A. Berger is considered. It is substantiated to be a synonym of *O. spinosa*, while *O. japonica* and *O. cartilaginea* are separate species.

УДК 582.736

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© И. Г. Аревшатян

РЕВИЗИЯ ВИДОВ *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) АРМЕНИИ. СЕКЦИЯ *ORNITHOPODIUM*

I. G. AREVSHATIAN. REVISION OF *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) SPECIES OF ARMENIA. SECTION *ORNITHOPODIUM*

Приводятся результаты критической ревизии астрагалов Армении секции *Ornithopodium*. На территории республики произрастают 5 видов этой секции: *A. schelkovnikovii*, *A. bylowae*, *A. lunatus*, *A. stevenianus*, *A. ornithopodioides*.

Ключевые слова: Армения, систематика, *Astragalus*.

Критическая ревизия астрагалов Армении секции *Ornithopodium* Bunge позволила уточнить видовой состав этой секции на территории республики. Изучены гербарии, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE) и Институте

ботаники НАН Армении (ERE). Распространение растений в пределах республики дается по принятым во «Флоре Армении» флористическим районам, установленным А. Л. Тахтаджяном (1954), на Кавказе — согласно принятым А. А. Гроссгеймом (1949) флористическим районам.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Растения, опушенные сильно неравноплечими волосками. Бобы с резко очерченными округлыми семенами, с перетяжками между ними, плосковатые, повислые или горизонтально направленные. негусто опушенные мелкими белыми волосками, изогнутые, 15—35 мм дл. Соцветие — рыхлая. малоцветковая кисть. Чашечка трубчатая, темноокрашенная, опушенная редкими черными и белыми волосками (5)6—7 мм дл., зубцы (1)1.5—2 мм дл. Венчик пурпуровый, флаг 12—16 мм дл. Листья 4—9 см дл., листочков 4—7 пар, узколинейных, 5—21 мм дл., 1 мм шир. Цветоносы длиннее листьев. Стебли ветвистые, 10—37 см дл. . . . . 1. *A. shelkovnikovii* Grossh.

— Растения, опушенные не сильно неравноплечими волосками. Бобы не с резко очерченными и невыдающимися семенами, цилиндрические . . . . 2.

2. Бобы повисающие . . . . 3.

— Бобы в различной степени отклоненные от оси, но неповисающие, с перетяжками между семенами. прижато беловолосистые. Листочки сверху скудно, снизу более густо прижато беловолосистые. Цветоносы превышают листья. Прицветники яйцевидно-треугольные. Чашечка трубчато-колокольчатая, прижато черно- и беловолосистая. Цветки красные . . . . 4.

3. Бобы густо опушены отстоящими или полуприжатыми длинными белыми и более короткими черными, по созревании частично опадающими волосками, между семенами нестянутые, продолговато-линейные, прямые или дугообразно изогнутые, (13)19—25 мм дл., створки 3 мм шир., с незаметным переходом в длинный, опушенный, как и створки, носик. Чашечка 5—7 мм дл., густо прижато черноволосистая, слегка бородавчатая, зубцы оттопыренно черноволосистые, (0.5)1—2 мм дл. Цветоножки до 2 мм дл., равны прицветникам или короче их. Листья 6—8 см дл., листочков 9—15 пар, от продолговато-обратнояйцевидных до продолговато-ланцетных, рассеянно прижато волосистых. 5—13 мм дл., 1.5—2.5 мм шир. Флаг (13)17—19 мм . Растения до 60 см дл. . . . 3. *A. lunatus* Pall.

— Бобы негусто опушены мелкими прижатыми черными и белыми волосками, несколько стянутые между семенами, узколинейные, дугообразно изогнутые, 23—30 мм дл., створки 2 мм шир., с заметным переходом в очень короткий голый носик. Чашечка 3—4 мм дл., рассеянно опушенная очень мелкими, в основном черными прижатыми волосками, зубцы треугольные, в 8—10 раз короче трубочки. Цветоножки 2 мм дл., намного длиннее прицветников. Листья 3—6 см дл., листочков 7—12 пар, продолговато-обратнояйцевидных или эллиптических, сверху голых, снизу прижато опушенных, 4—8 мм дл., до 2 мм шир. Флаг 12—15 мм дл. Растения до 40 см выс. . . . . 2. *A. bylowae* A. Jelen.

4. Листочков (5)7—14 пар, обратнояйцевидных, продолговато-эллиптических, тупых, сближенных, 2—7(9) мм дл., (1.5)2—3 мм шир. Побеги полегающие, многочисленные, 10—35 см дл. Бобы кольцеобразно изогнутые, 15—45 мм дл. Прицветники равны или длиннее цветоножек, 1.5 мм дл. Чашечка 5.5—7.5 мм дл., зубцы 1.5—2.5(3) мм дл. Флаг 12—16 мм дл. Цветоносы 3—6(8) см дл. . . . . 5. *A. ornithopodioides* Lam.

— Листочков (2)3—7(11) пар, узких или широколинейных расставленных, 6—20(30) мм дл., 1—2.5(3) мм шир. Побеги прямые или приподнимающиеся, немногочисленные, 20—50 см дл. Бобы в различной степени изогнутые, до кольцеобразных, 30—35 мм дл. Прицветники длиннее цветоножек, 1—2.5(3) мм дл. Чашечка 6—9(10) мм дл., зубцы (1.5)2—4(5) мм дл. Флаг 15—19(22) мм дл. Цветоносы 4—9 см дл. . . . . 4. *A. stevenianus* DC.

1. *A. shelkovnikovii* Grossh., 1927, Bot. Centralbl. 44, 2 : 220.

Lectotypus: «Persia borealis, Atropatania, prope Tabris, 1400 m, in schistosis, 18 VI 1924, Grossheim» (LE!).

В нижнем и среднем горных поясах до 1400 м над ур. моря. На сухих склонах с рыхлой и песчаной поверхностью. — Ерев.

Кавказ (Южн. Закавк.), вост. Анатолия (Карс), сев., зап. Иран. Цв. V—VI.

Морфологически хорошо обособленный вид. Сильно неравноплечие волоски были причиной для помещения *A. shelkovnikovii* в секцию *Theiochrus* Bunge вместе с растениями с простыми волосками (Chamberlain et al., 1970).

2. *A. bylowae* A. Jelen., 1962, Бюллетень МОИП, 67, 3 : 128—129.

Typus: Armenia, dister Goris, prope pag. Tech, in valle flum Akera, 20 VII 1957, N 904, A. Elenevsky et Bylowa (MW).

В среднем горном поясе. На сухих склонах. — Занг. (Тех).

Кавказ (Южн. Закавк.).

Эндемик. Возможно нахождение на правом берегу р. Акера. До сих пор был известен только типовой образец этого вида. Недавно вторично собран из классического местонахождения: Армения, Зангезур, Горисский р-н, с. Тех, горная степь, на сухих склонах, 3 VII 1998, Э. Габриэлян (ERE 147378). Цв. в VI—VII.

От близкого вида этой секции *A. glochideus* Boriss., произрастающего в Талыше, *A. bylowae* отличается меньшими размерами всех частей растения, в том числе чашечки.

3. *A. lunatus* Pall., 1800, Spec. Astrag. : 44.

Typus: «e Persia ad Enzeli. Hb. Pallasii» (LE!).

В среднем горном поясе. На щебнистых склонах, среди скал. — Лори (Ванадзор).

Кавказ (Вост. Кавк. (Дагестан), Вост. и Южн. Закавк.), Иран (Эльбурс).

А. А. Сытиным (1988) *A. lunatus* из секции *Onobrychium* совершенно справедливо переведен в секцию *Ornithopodium.*

4. *A. stevenianus* DC., 1825, Prodr. 2 : 285. — *A. stevenianus* var. *kochianus* (Sosn.) Chamberlain, 1970, in Davis, Fl. Turk. 3 : 197. — *A. stevenianus* subsp. *kochianus* (Sosn.) Takht., 1972 в Тахт. и Фед., Фл. Еревана: 163. — *A. kochianus* Sosn., 1945, Докл. АН АрмССР, 3, 2 : 56. — *A. applicatus* Boriss. 1947, Бот. мат. (Ленинград), 10 : 47.

Lectotypus: «Circa Tiflis, a. 1822, Steven» (LE!).

В нижнем и среднем горных поясах. В полупустыне, на засоленных болотистых местах, на сухих каменистых, щебнистых и глинистых склонах. — Иджев., Ерев., Дар., Мегри.

Кавказ (Вост. Кавк., Вост. и Южн. Закавк.), вост. Анатолия, сев. Иран. Цв. V—VI.

5. *A. ornithopodioides* Lam., 1789, Encycl. Meth. Bot. 1 : 312. — *A. stevenianus* DC. var. *multijugus* Trautv., 1871, Тр. Петерб. бот. сада 1, 1 : 17. — *A. multijugus* (Trautv.) Grossh., 1930. Фл. Кавк. 2 : 325.

Typus: «Armenia, Tournefort» (P).

В нижнем и среднем горных поясах. На сухих каменистых и известняковых склонах, в полупустыне. — Арагац, Апар. (Араилер), Гег. (между Бирали и Чанахчи), Ерев., Дар., Мегри.

Кавказ (Вост. и Южн. Закавк., Талыш), сев., центр. и вост. Анатолия, сев., вост. Иран. Цв. V—VI.

Осталось непонятным положение *A. achtalensis* Conrath et Freyn, 1895, Bull. Herb. Boiss. 3—4 : 35 и *A. conrathii* Freyn (l. c.). Эти виды собраны одновременно в одном географическом пункте «Somchetia, in monte Karagajadagh prope Achtala die 20 majo 1888, leg. Conrath» (G) и отнесены авторами к секции *Ornithopodium.* В дальнейшем никем из исследователей сборы не повторялись, несмотря на неоднократные посещения ботаниками указанного района. Самостоятельность этих видов признана А. А. Гроссгеймом (1930) и А. Г. Борисовой (1946). Впоследствии их сближали или с *A. stevenianus* (Сосновский, 1945, Гроссгейм, 1952; Рзазаде, 1954; Манденова, 1962; Chamberlain 1970), или с *A. ornithopodioides* (Липский, 1899; Сытин, 1988). Ни один из этих 2 подходов не оправдан. От *A. stevenianus* оба вида отличаются листьями, состоящими из многопарных листочков: 9—14 пар у *A. achtalensis* и 10—12 пар у *A. conrathii*, в то время как у *A. stevenianus* листочки (2)3—7(11) парные. От *A. ornithopodioides* виды отличаются опушением бобов: только черные волоски на бобах *A. achtalensis* и *A. conrathii* и только белые — на бобах *A. ornithopodioides*, а также экологией и районами распространения. Для разрешения этого вопроса необходимо изучить типовые образцы *A. achtalensis* и *A. conrathii.*

Виды *A. jodostachys* Boiss. et Buhse, *A. trigonelloides* Boiss., *A. ispirensis* Boiss., *A. virgeus* Boriss., произрастание которых считалось возможным на территории Южного Закавказья (Борисова, 1946), до сих пор не обнаружены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Секция *Ornithopodium* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора СССР. М.; Л., 1946. Т. 12. С. 468—479.

Габриэлян Э. Ц., Аревшатян И. Г., Гамбарян П. П. Новые флористические находки в Армении // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 118—121.

Гроссгейм А. А. Род *Astragalus* L. Флора Кавказа. Тифлис, 1930. Т. 2. С. 294—339.

Гроссгейм А. А. Секция *Ornithopodium* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора Кавказа. 2-е изд. Баку, 1952. Т. 5. С. 302—304.

Липский В. И. Флора Кавказа. СПб., 1899. 584 с.

Манденова И. П. Секция *Ornithopodium* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора Армении. Ереван, 1962. Т. 4. С. 178—179.

Рзазаде Р. Я. Секция *Ornithopodium* Bunge рода *Astragalus* L. // Флора Азербайджана. Баку, 1954. Т. 5. С. 328—430.

Сосновский Д. И. Астрагалы секции *Ornithopodium* // Докл. АН АрмССР. 1945. Т. 3. Вып. 2. С. 55—57.

Сытин А. К. Ревизия Кавказских астрагалов (*Astragalus* L., *Fabaceae*) секции *Ornithopodium* Bunge // Новости сист. высш. раст. 1988. Т. 25. С. 103—107.

Тахтаджян А. Л. Карта районов Армянской ССР // Флора Армении. Ереван, 1954. Т. 1. С. 6.

Chamberlain D. F., Matthews V. A., *Astragalus* L. Sect. *Ornithopodium* Bunge // Flora of Turkey and Aegean islands. Edinburgh, 1970. Vol. 3. P. 195—197.

Freyn J. F. Uber neue und bemerkenswerth orientalische Pflanzenarten // Bull. Herb. Boiss. 1895. Vol. 3-4. P. 35.

Институт ботаники НАН Республики Армения
Ереван

Получено 21 V 1999

SUMMARY

The results of critical revision of the Armenian representantives of the *Astragalus* section *Ornithopodium* are given. Five species, *A. shelkovnikovii* Grossh., *A. bylowae* A. Jelen., *A. lunatus* Pall., *A. stevenianus* DC., *A. ornithopodioides* Lam. are found.

УДК 582.736 (470.5)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© М. С. Князев

ЗАМЕТКИ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ХОРОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ. IV. ВИДЫ РОДСТВА *OXYTROPIS SONGORICA*

M. S. KNJASEV. SYSTEMATIC AND CHOROLOGIC NOTES ON THE SPECIES OF THE GENUS *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) IN THE URALS. IV. SPECIES RELATED TO *OXYTROPIS SONGORICA*

Описаны *Oxytropis tatarica* sp. nov. (эндемик Среднего Заволжья и Южного Предуралья) и *O. kasakorum* sp. nov. (эндемик восточного макросклона Южного Урала). Показано распространение на Южном Урале преимущественно южносибирско-среднеазиатского вида *O. songorica*.

Ключевые слова: Oxytropis, систематика, Урал, новые виды.

В сообщениях I—III (Князев, 1999, 2001а, б) было рассмотрено разнообразие и распространение на Урале и сопредельных территориях остролодочников секции *Orobia* Bunge из родства *Oxytropis uralensis* (L.) DC., *O. ambigua* (Pall.) DC., *O. campestris* (L.) DC. (отличаются относительно крупными, дву- и полудвугнездными бобами с хорошо развитой брюшной, иногда спинной перегородкой и большей частью головчатыми соцветиями). В данной статье рассмотрены остролодочники родства *O. songorica* (Pall.) DC., для которых характерны мелкие одногнездные бобы (с узкой брюшной перегородкой) и колосовидные соцветия.

Ser. 6. *Songoricae* Vass., 1948, Фл. СССР, 13 : 98, descr. ross., p. p.; он же, 1970, Новости сист. высш. раст. 1969, 6 : 157, p. p.

Typus: *Oxytropis songorica* (Pall). DC.

Включаемые виды: *Oxytropis spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch., *O. confusa* Bunge, *O. kasakorum* Knjasev sp. nov., *O. tatarica* Knjasev sp. nov.

Ряд *Songoricae* Vass. в понимании автора чрезвычайно неоднороден. По нашему мнению, вполне естественный ряд образуют только *O. songorica*, *O. confusa* и *O. spicata* s. l.

13. *O. songorica* (Pall.) DC., 1802, Astrag. : 73; id. 1825, Prodr. 2 : 277; Bunge, 1869, Spec. Oxytr. : 28; Крылов, 1933. Фл. Зап. Сиб. 7 : 1734; Васильч., Б. Федч. 1948, Фл. СССР, 13 : 98; Князев, 1989, в Опред. высш. раст. Башк. АССР : 105, p. p. — *Astragalus songoricus* Pall. 1800, Spec. Astrag. : 63. — Остролодочник джунгарский.

Описан с Алтая («In campis elatis circa promontoris Altaica») (K?). Возможно, типом *O. songorica* следует считать рисунок P. S. Pallas (1800 : tabl. 51).

Изученные образцы. Оренбургская обл.: «...in Gouvernement Orenburg bei Spaskoje, VI 1839, A. Lehman» (LE). (Рис. 1, *1*; 2, *1*).

Местонахождение на Южном Урале довольно резко обособлено и, несомненно, представляет реликтовую популяцию.

Ранее (Князев, 1989) мы предполагали более широкое распространение этого вида на Урале. Однако, сравнение уральских образцов *O. songorica* auct. с сибирским и среднеазиатским материалом (LE, MW, MHA) и сопоставление с протологом Pallas (1800) показало, что они относятся к особой, эндемичной для Заволжья и Южного Предуралья расе.

14. *O. spicata* (Pall.) O. et B. Fedsch., 1906, Consp. Fl. Turk. 1 : 188; Васильч., Б. Федч., 1948, Фл. СССР, 13 : 99, p. p.; Васильч. 1987, Фл. европ. части СССР, 6 : 79, p. p. — *O. caudata* (Pall.) DC. 1802, Astrag. : 73; id. 1825, Prodr. 2 : 277; Б. Федч. и др., 1931, Фл. юго-вост. европ. части СССР, 2 : 608 (N 1202), p. p.; Борисова, 1936, Сов. ботан. 4 : 123, p. p. — *O. songorica* auct. non (Pall.) DC. : Б. Федч. и др., 1931, цит. соч. : 608 (N 1203), p. p.; Борисова, 1936, цит. соч. : 123, p. p. max. — *Astragalus spicatus* Pall., 1776, Reise, 2 : 742; id. 1800, Spec. Astrag. : 62. — *A. caudatus* Pall. 1800, l. c. : 62. — Остролодочник колосистый.

2n = 16 (из 4 пунктов, в том числе: «Башкирия, хребет Ирендык, 5 км от г. Баймак, 7 VIII 1981, М. Князев») (Филиппов и др., 1998).

Описан с Урала: «...ad orientales limites montium Uralensium, praesertium circa Ujum flumium...» (K?).

Возможно, типом *O. spicata* следует считать рисунок Pallas (1776 : tabl. 4). Сопоставление содержащихся в протологе замечаний («Legumina perfecta non vidi..., florens Junio» (Pallas, 1776 : 742) — Pallas наблюдал остролодочник колосистый в июне в начале цветения, еще без зрелых бобов) с дневниковыми записями (Pallas, 1776) и с современными данными о распространении *O. spicata* s. l. позволяет уточнить locus classicus этого вида. По нашему мнению, остролодочник колосистый мог быть собран на участке маршрута между верхним течением р. Уй (близ впадения рек Шайга и Кумаши) и населенным пунктом Кундравинская Слобода (31 V—4 VI 1770 г.). Описанный позднее *Astragalus caudatus* Pall. (Pallas, 1800), по всей видимости, является авторским переименованием (Pallas в начале протолога цитирует *Astragalus spicatus* как синоним вновь описываемого вида, а рисунки *A. spicatus* и *A. caudatus*, несомненно, относятся к одному виду).

Распространение. Эндемик Предуралья, Урала, Зауралья. Произрастает в лесостепной зоне между 56° 40′ и 52° 00′ с. ш. (рис. 1, *2*).

Изученные образцы (приведены только крайние пункты ареала). **Свердловская обл.:** Красноуфимск, на вершинах и склонах Титенных гор, 2 VII 1886, С. Коржинский; р. Реж, правый берег, скалы

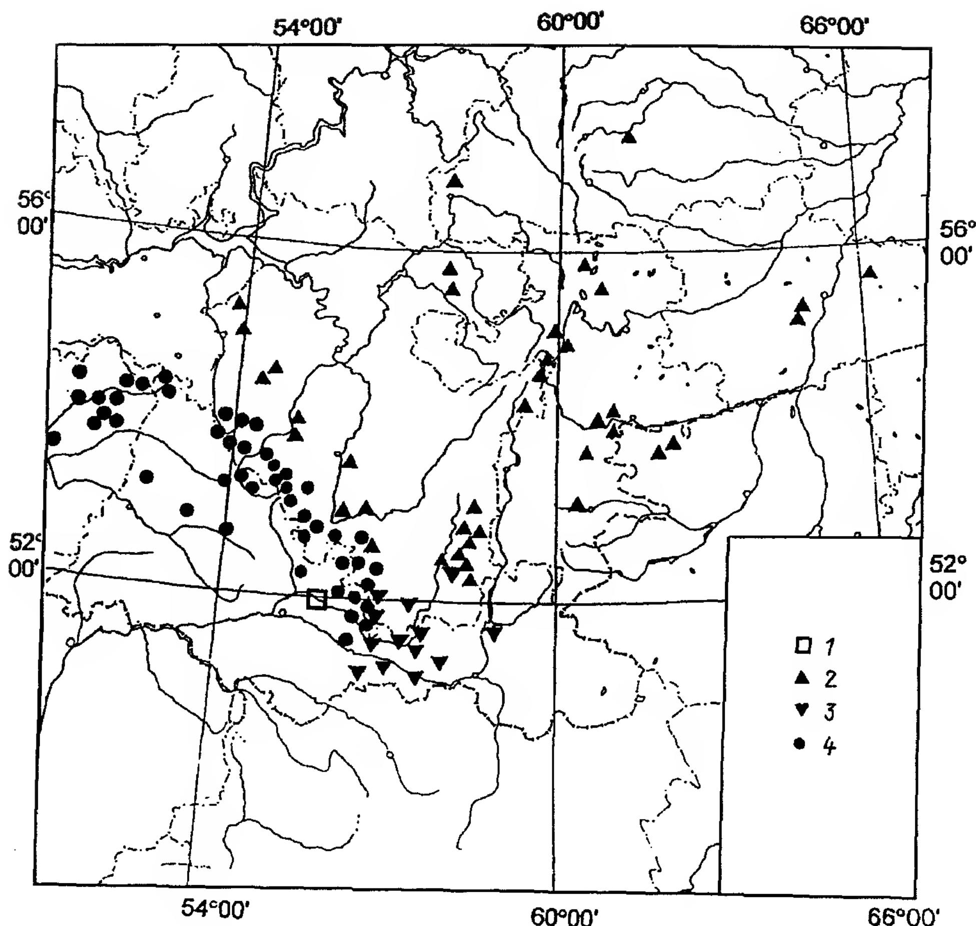


Рис. 1. Распространение видов родства *Oxytropis songorica* на Урале.

Oxytropis songorica (*1*), *O. spicata* s. str. (*2*), *O. kasakorum* (*3*) и *O. tatarica* (*4*).

Коровий Камень в 1 км выше с. Перщино, 3 VI 1990, М. Князев (SVER). **Башкортостан:** между Каракучуковой и Аблаевой, 16 VI 1886, С. Коржинский (LE); гора Ячгулай (512 м) у г. Мелеуза, 9 VIII 1981. М. Князев (SVER); Баймакский р-н, между с. Богачевским и пос. Первомайским, 15 VI 1958, Жудова. Гармаш (MW). **Челябинская обл.:** Потанины горы, 13 VIII 1947, А. Пономарев (PERM). **Курганская обл.:** Марайский р-н, между Отставным и Мостовским, 25 VIII 1928, Н. Иванова, М. Шихова; Курганский р-н. р. Пименовка, 23 VI 1928, Н. Иванова, Т. Топшина (LE). **Казахстан, Кустанайская обл.:** р. Тогузак. окрестности стан. Варинской, 10 VI 1913, М. Короткий, З. Лебедева (LE).

И. Т. Васильченко, Б. А. Федченко (1948) для *Oxytropis spicata* приводят пурпурную окраску цветков. В действительности в протологе *Astragalus spicatus* Pallas (1776) сравнивает окраску цветков с таковой у *Onobrychis arenaria*, а при более позднем (Pallas, 1800) описании этого вида (как *Astragalus caudatus*) характеризует ее как бледно-пурпуровую («purpurascens»), что соответствует и цветному рисунку (Pallas. 1800 : tabl. 50): цветки на нем розовато-пурпурные, бледнее, чем на рисунке *Astragalus songoricus* (Pallas, 1800 : tabl. 51). Как показали наши исследования, на большей части ареала, в том числе и в районе предполагаемого locus classicus (в верхнем течении р. Уй), для *Oxytropis spicata* характерна розовая и розово-голубая, более или менее выцветающая при гербаризации до бледно-голубой окраска цветков. У *O. spicata* s. str. прямые более или менее густо опушенные короткими полуоттопыренными волосками цветоносы, очень густое и весьма многоцветковое, не рыхлеющее при

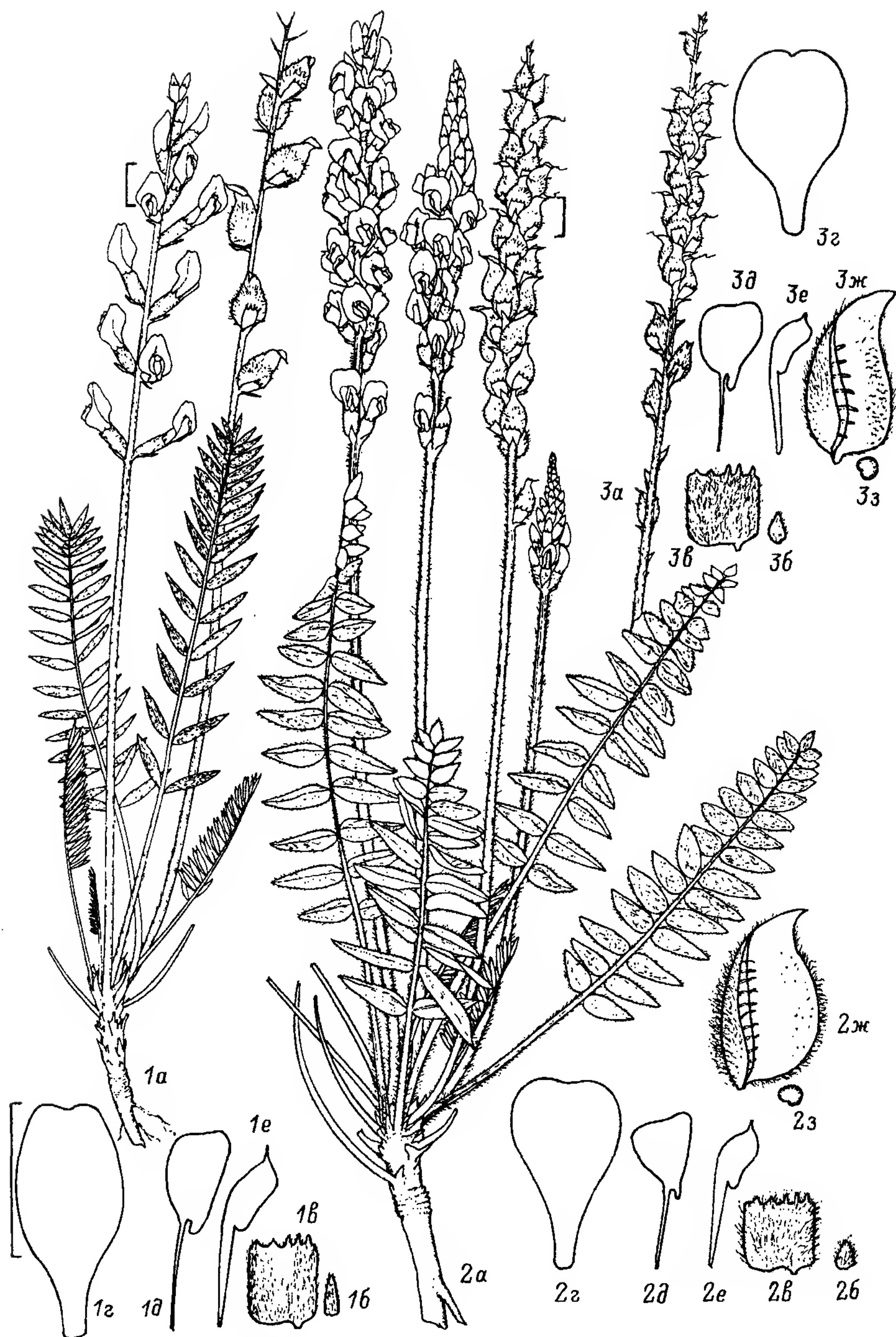


Рис. 2. *Oxytropis songorica* (*1*), *O. spicata* s. str. (*2*) и *O. kasakorum* (*3*).

1a, 2a, 3a — общий вид; *1б, 2б, 3б* — прицветник; *1в, 2в, 3в* — чашечка; *1г, 2г, 3г* — флаг; *1д, 2д, 3д* — крыло; *1е, 2е, 3е* — лодочка; *2ж, 3ж* — боб; *2з, 3з* — семя. Масштабная линейка — 1 см.

плодах колосовидное соцветие, широкояйцевидные, оттопыренно опушенные бобы (рис. 2, *2*). К югу от 52° 00′ с. ш. облик *O. spicata* s. l. заметно меняется: у растений из этого района цветки более яркие, в рыхлых соцветиях, опушение преимущественно прижатое и шелковистое (а не тусклое). Проведенные нами полевые исследования, изучение гербарного материала различных коллекций (LE, MW, MHA, UFA, SVER) показали, что в Оренбургской, Самарской областях, сопредельных районах Башкортостана типичный *O. spicata* s. str. замещается двумя четко различающимися расами, которые мы описываем далее как два самостоятельных вида.

15. O. kasakorum Knjasev sp. nov. — *O. spicata* auct., non (Pall.) O. et B. Fedtsch.: Васильч., Б. Федч., 1948, Фл. СССР, 13 : 99, p. p. min.; Васильч. 1987, Фл. европ. части СССР, 6 : 79, p. p. min.; Князев, 1989, в Опред. высш. раст. Башк. АССР : 105, p. p. — Остролодочник казацкий.

Planta 25—60 cm alt Folia 10—25 cm lg.; foliola 12—18-juga, 10—30 mm lg., 3—10 mm lt., subtus sat dense appresse, supra sparse patule pilosa. Petioli axibus 1.5—2.0-plo breviores vel aequlongi sicut axes pilis sericeis appressis vestiti. Stipulae 5—15 mm lg., albomembranaceae, ovatae, extus dense appresse albopilosae. Scapi 1—3 (rosula qualibet) erecti, sulcati, foliis 1.5—2.0-plo longiori, pilis sericeis appressis vestiti. Inflorescentia spicata 20—45-flora, densa, basi laxa, interrupta, 8—20 cm lg. Bracteae 3—5 mm lg. Calyx ab pilos densos sericeos plus minusve appressos (pilis patulis admixtis) albus, campanulatus, 5—7 mm lg., dentibus 1.0—1.5 mm lg. Corolla purpurea. Vexillum 12—15 mm lg., lamina late elliptica, apice emarginata. Alae 12—13 mm lg., 4—5 mm lt., lamina triangulari-obovata. Carina 10—12 mm lg., 3 mm lt., mucrone 1 mm lg. Legumina ovata, 9—13 mm lg., 5—6 mm lt., extra pilis densis subappressis, intus sparse pilis brevissimis bi-quadricellularibus vestita, dissepimento ventrali ad 0.5 mm lt. Semina reniformia, 2.0—2.5 mm lg. Fl. VI—VII. (Fig. 2, *3*).

2n = 32 (Филиппов и др., 1998).

Typus: «Baschkiria, distr. Ziantschurinskianus, 3 km ad occidentem ab pag. Nizhnjaja Akberda, 18 VI 1998, M. Knjasev» (LE).

Affinitas. *O. spicata* (Pall.) O. et B. Fedtsch. proxima, sed floribus purpureis (nec roseis, vel roseo-caerulescentibus), scaporum, foliorum et calycum pubescentia subappressa (nec patula et patenti), leguminibus minoribus, ad 10—13 mm lg. (nec 12—15 mm lg.), extra subappresse (nec patente) pilosis, intus sparse pilis bi-quadricellularibus tectis (nec glabris vel papillulatis), parietibus tenuioribus, dissepimento ventrali ad 0.5 mm lt. (nec 0.5—1.0 mm lt.), chromosomatis 2n = 32 (nec 16) ab ea differt. (Fig. 2).

Area geographica. Montes Uralenses australes, ad meridiem a 52° 00′ l. b. (Fig. 1, *3*).

Растение 25—60 см выс. Листья 10—25 см дл.; листочки в числе 12—18 пар, 10—30 мм дл., 3—10 мм шир., снизу густо опушены прижатыми, сверху редкими полуоттопыренными волосками. Черешки в 1.5—2.0 раза короче листовой пластинки или равны ей, опушены, как и оси, более или менее прижатыми шелковистыми волосками. Прилистники 5—15 мм дл., белоперепончатые, яйцевидные, густо опушены шелковистыми прижатыми волосками. Стрелки в числе 1—3 от каждой розетки, прямые, бороздчатые, в 1.5—2.0 раза превышают листья, довольно густо опушены более или менее прижатыми шелковистыми волосками. Соцветие колосистое, 20—45-цветковое, густое, но при основании разреженное, 8—20 см дл. Прицветники 3—5 мм дл. Чашечка колокольчатая, 5—7 мм дл., белая от густого шелковистого, более или менее прижатого опушения (с примесью полуоттопыренных волосков), с зубцами 1.0—1.5 мм дл. Венчик пурпурный. Флаг 12—15 мм дл., с широкоэллиптической пластинкой, на верхушке выемчатой. Крылья 12—13 мм дл., 4—5 мм шир., с треугольно-обратнояйцевидной пластинкой. Лодочка 10—12 мм дл., 3 мм шир., с носиком 1 мм дл. Бобы яйцевидные, 9—12 мм дл., 5—6 мм шир., густо полуприжато шелковисто опушенные, изнутри с редким опушением из кратчайших 2—4-клеточных волосков, с брюшной перегородкой до 0.5 мм шир. Семена почковидные, 2.0—2.5 мм дл. Цв. VI—VII. (Рис. 2, *3*).

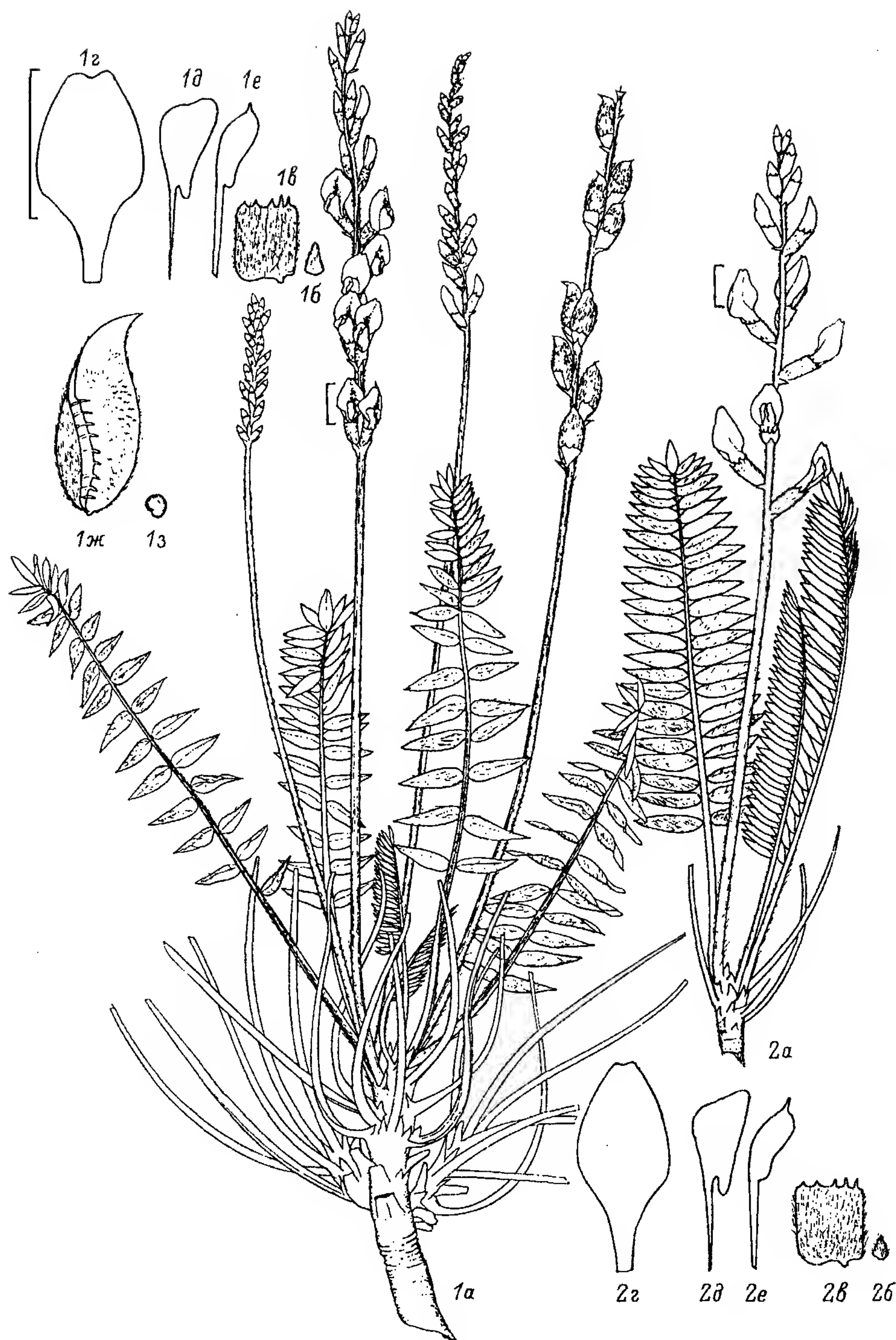


Рис. 3. *Oxytropis tatarica* (*1*) и *O. confusa* (2).

а, 2а — общий вид; *1б, 2б* — прицветник; *1в, 2в* — чашечка; *1г, 2г* — флаг; *1д, 2д* — крыло; *1е, 2е* — лодочка; *1ж* — боб; *1з* — семя. Масштабная линейка — 1 см.

2n = 32 (из двух пунктов, в том числе: «Оренбургская обл., 15 км к северо-востоку от ст. Кувандык, 28 VIII 1997, М. Князев») (Филиппов и др., 1998).

Тип: «Известняковые холмы в 3 км к западу от д. Нижняя Акберда Зианчуринского р-на Башкортостана, 18 VI 1998, М. Князев» (LE).

Родство. Наибольшее сходство *O. kasakorum* имеет с *O. spicata* s. str., но отличается пурпурными, а не розовыми цветками (отличия лучше видны на живом материале), более мелкими бобами, с брюшной перегородкой до 0.5 (а не 0.5—1.0) мм шир., покрытыми прижатыми шелковистыми (а не тусклыми, более или менее оттопыренными) волосками, а изнутри с рассеянными 2—4-клеточными волосками (а не голыми или с редкими одноклеточными сосочками — признак у перезимовавших бобов не выявляется), прижатым шелковистым (а не тусклым, более или менее оттопыренным) опушением цветоносов и черешков, соцветием, разреженным в нижней половине (а не плотным, иногда с 2—3 отставленными цветками) и числом хромосом 2n = 32 (а не 2n = 16).

Распространение. *O. kasakorum* — эндемик Южного Урала, замещает *O. spicata* s. str. к югу от 52° 00′ с. ш. (рис. 1, *3*).

Паратипы (paratypi). **Башкортостан:** 3.5 км на юг от Мракова, 28 VI 1928, О. Кнорринг (LE); правый берег р. Сакмара в 1.5 км западнее д. Юлдыбаева, 27 VI 1979, аноним (UFA); холмы к востоку от д. Худайбандино близ шоссе Сибай—Мелеуз, 8 VIII 1981, М. Князев, А. Беляев (SVER). **Оренбургская обл.:** Губерлинские горы, недалеко от Подгорного, 13 VI 1917, М. Ильин; у д. Чебаклиной, 10 VI 1917, И. Крашенинников; правобережье р. Сакмары у п. Ново-Сакмарского, 29 VI 1931, К. Афанасьев; с. Кувандык, 16 VI 1928, В. Гребнер; по р. Ускалке близ д. Верх. Муйнаковой, 18 VII 1895, Д. Литвинов (LE); берег р. Караганка по пути из пос. Ново-Севастопольский в Новоорский, 6 VI 1917, М. Ильин; холмы 5 км к западу от с. Новоказанка, 28 VIII 1997, М. Князев (LE): Буртинская степь, у прудков, V 1981, Жирнов (SVER).

O. kasakorum замещает *O. spicata* s. str. в южной части общего ареала. Только в верхнем течении р. Большой Ик (приток р. Сакмары) и по хребту Ирендык, южнее г. Баймака, он контактирует с последним и может образовывать смешанные популяции. На хребте Ирендык *O. spicata* s. str. нередко слабо отличается от *O. kasakorum*, однако в связи с разным числом хромосом рассматриваемых видов это сходство не может быть объяснено массовой гибридизацией. Возможно, *O. kasakorum* произошел в результате спонтанной полиплоидизации в одной из южных популяций *O. spicata* s. str. и последующего распространения за пределы ареала родительского вида. При таком допущении можно предположить, что ирендыкские популяции *O. spicata* s. str. были исходными для *O. kasakorum*.

16. Oxytropis tatarica Knjasev sp. nov. — *O. spicata* auct., non (Pall.) O. et B. Fedtsch.: И. Васильч., Б. Федч., 1948, Фл. СССР, 13 : 99, p. p.; Васильч., 1987, Фл. европ. части СССР, 5 : 79, p. p. — *O. caudata* auct., non (Pall.) DC.: Б. Федч. и др., 1931, Фл. юго-востока европ. части СССР, 5 : 608 (N 1202), p. p. max. — *O. songorica* auct., non (Pall.) DC.: Б. Федч. и др., 1931, цит. соч. : 608 (№ 1203), excl. var. *flavescens* Boriss.; Князев, 1989, в Опред. высш. раст. Башк. АССР : 105. — *O. gebleriana* auct., non Schrenk: Рябинина, 1998, Консп. флоры Оренбург. обл. : 79. — Остролодочник татарский.

Planta 25—50 cm alt. Folia 10—20 cm lg.; foliola 12—19 (ad normam 14—16)-juga, 12—25 mm lg., 3—9 mm lt., subtus nitentia, dense appresse breviter pilosa, supra glauco-viridia, pilis longis patulis sat raris (fructificatione interdum glabra) vestita. Petioli axibus 1.5—3.0-plo breviores, pilis sericeis appressis vestiti. Stipulae 5—15 mm lg., albomembranaceae, ovatae vel lanceolatae, inter petiolum ad tetriam partem connatae, nervis paucis (1—2) tenuis pauciramosis percursae, sat dense appresse albopilosae. Scapi 1—6 (rosula qualibet) erecti, sulcati, foliis 1.5—2.0-plo longiori, pilis sericeis appressis vestiti. Inflorescentia 15—35-flora, laxa, interrupte-spicata, interdum sat flexuosa, 8—25 cm lg. Bracteae 3—6 mm lg., plus minusve conduplicatae. Calyx campanulatus, 6—7 mm lg., dentibus 1.2—2.0 mm lg., cinereo-viridus, tenuiter appresse sericeo-pilosus (indumentum colorationem calycis non celans). Corolla rubro-violacea, siccitat caeruleo-violacea. Vexillum 15—18 mm lg., lamina 10—12 mm lg., 7—10 mm lt., elliptica vel

ovata, apice sat emarginata. Alae 13—14 mm lg., 4—6 mm lt., lamina 7—8 mm lg., oblongo-obovata, apice rotundata vel plus minusve emarginata. Carina 12—14 mm lg., 3.0—3.5 mm lt., mucrone 1 mm lg. Legumina elliptica, 15—17 mm lg., 6—7 mm lt., rostro brevi plus minusve reflexo, extra pilis appressis vestita, intus sparse brevissime pilosa, dissepimento ventrali 1 mm lt. Semina reniformia brunnea vel atro-brunea, 2—3 mm lg. Fl. VI—VII. (Fig. 3).

Typus: «Prov. Orenburgensis, distr. Srednewolzhskij, divortium fluminum Malyj Tschuran et Tok, pag. (sovchoz) Elektrozawod, declivum sinistrum pharangii Karagush, 26 VI 1930, Ju. Suchova» (LE).

Affinitas. *O. confusa* Bunge affinis, sed foliolis 12—19 (nec 18—21)-jugis, scapi foliis multo longioribus (nec iis aequilongis), inflorescentia magis multiflora, floribus minus reclinatis (ad 30—45° nec 45—60°), bracteis 3—6 (nec 2—3) mm lg. ab ea differt; ab *O. songorica*, *O. spicata* et *O. kasakorum* leguminibus ellipticis appresse pilosis (nec ovatis vel late ovatis, pilis plus minusve patentibus tectis) distat. Praeterea ab *O. songorica* scapis sulcatis, inflorescentis magis multifloris, bracteis 3—6 (nec 6—7) mm lg. distinguitur, ab *O. spicata* s. str. floribus rubro-violaceis (nec roseis), inflorescentia regulariter laxa (nec densa), pubescentia sericea, appressa (nec opaca, patentia). Sub anthesi a *O. kasakorum* admodum similis sed vexilli lamina ovata vel elliptica (nec late elliptica), calycis pubescentia sparsiore appressa nec subappressa (calyx cinero-viridus nec albus), inflorescentia sat regulariter laxa (nec densa, basi laxa) distat.

Area geographica. In steppis transwolgensis et praeuralensibus australibus (Baschkiria in parte austrooccidentali, Orenburg reg. in parte occidentali et Samara reg.). (Fig. 1, *4*).

Растение 25—50 см выс. Листья 10—20 см дл.; листочки в числе 12—19 (обычно 14—16) пар, 12—25 мм дл., 3—9 мм шир., снизу довольно густо опушены короткими прижатыми волосками, лоснящиеся, сверху сизовато-зеленые, рассеянно покрыты длинными, прямыми, полуоттопыренными волосками (при плодах почти голые). Черешки в 1.5—3.0 раза короче листовой пластинки, опушены прижатыми шелковистыми волосками. Прилистники 5—15 мм дл., белоперепончатые, яйцевидные, ланцетные, до трети сросшиеся с черешком, с 1—2 тонкими маловетвящимися жилками, густо опушены шелковистыми прижатыми волосками. Стрелки в числе 1—6 от каждой розетки, бороздчатые, в 1.5—2.0 раза превышают листья, довольно густо опушены прижатыми шелковистыми волосками. Соцветие 15—35-цветковое, рыхлое, продолговато-колосистое, 8—25 см дл., иногда несколько извилистое. Прицветники 3—6 мм дл., более или менее вдоль сложенные. Чашечка колокольчатая, 6—7 мм дл., с зубцами 1.2—2.0 мм дл.; опушение чашечки прижатое, довольно редкое (не маскирует зеленую окраску). Венчик красно-фиолетовый, в гербарии сине-фиолетовый. Флаг 15—18 мм дл., с эллиптической или яйцевидной пластинкой 10—12 мм дл., 7—10 мм шир., на верхушке слегка выемчатый. Крылья 13—14 мм дл., 4—6 мм шир., с продолговато-обратнояйцевидной, округлой или слегка выемчатой на верхушке пластинкой 7—8 мм дл. Лодочка 12—14 мм дл., 3.0—3.5 мм шир., с носиком 1 мм дл. Бобы эллиптические, 15—17 мм дл., 6—7 мм шир., с коротким, более или менее отогнутым носиком, с брюшной перегородкой 1 мм шир., прижато шелковисто опушенные, изнутри рассеянно покрыты мельчайшими волосками. Семена почковидные, коричневые, темно-коричневые, 2—3 мм дл. Цв. VI—VII. (Рис. 3).

Тип: «Средневолжский край, Оренбургский округ, водораздел рек Малый Чуран и Ток, совхоз им. Электрозавода, левый склон оврага Карагуш в его среднем протяжении, 26 VI 1930, Ю. Сухова» (LE).

Родство. *O. tatarica* близок к *O. confusa* Bunge (рис. 3, *2*), но имеет более многочисленные и менее отклоненные от оси соцветия цветки, цветоносы в 1.5—2.0 раза превышающие листья (а не равные им), более крупные (3—6, а не 2—3 мм дл.) прицветники. От *O. songorica*, *O. spicata*, *O. kasakorum* новый вид отличается эллиптическими, прижато опушенными (а не яйцевидными, оттопыренно опушенными) бобами, кроме того, от *O. spicata* (рис. 2, *2*) — яркой окраской цветков, формой флага и крыльев, прижатым шелковистым (а не тусклым полуоттопыренным)

опушением черешков и цветоносов; от *O. songorica* (рис. 2, *1*) — бороздчатыми цветоносами, более многоцветковыми соцветиями, более короткими прицветниками. На стадии цветения *O. tatarica* более всего напоминает *O. kasakorum* (рис. 2, *3*), но отличается равномерно расставленным несколько извилистым соцветием (не прямым, густым, внизу прерывистым), более редким опушением чашечек (чашечка сероватозеленая, а не белая), эллиптической или яйцевидной (а не широкоэллиптической) пластинкой флага и более вытянутой пластинкой крыльев.

Распространение. Эндемик степной зоны Заволжья и Южного Предуралья (юго-западная Башкирия, западная часть Оренбургской обл., Самарская обл.) (рис. 1. *4*). По всей видимости, к этому же виду относятся указания на нахождение *O. spicata* s. l. на территории Татарстана и Волгоградской обл. (Yakovlev et al., 1996) и данные о распространении *O. gebleriana* Schrenk в Оренбургской обл. (Рябинина, 1998).

Паратипы (paratypi). **Башкортостан:** Куюргазинский, Стерлибашевский, Федоровский районы — от с. Таймасово на с. Урай, 15 VI 1930, Е. Штукенберг; между Муталовой и ст. Кинзебызово. 30 VI 1928, С. Кучеровская (LE); в 1 км севернее Павловки, 10 VI 1959, П. Жудова, М. Груздева (MW): Айдарали, 26 VI 1965, М. Мазуренко (MHA); д. Аленкина, 12 VII 1968, А. Галеева, И. Гуфранова: с. Раевка, 28 VI 1943, Барбарич; д. Балыкбашево, 4 VII 1986, Л. Абрамова; с. Табулды, 15 VIII 1983. А. Мулдашев, А. Галеева (UFA); Альшеевский, Белебеевский, Бижбулякский районы — Кожаево, 22 VI [1870?]. А. Антонов; Таллы-Булак, 14 VII 1892, Д. Литвинов (LE); 15 км на запад от д. Азнаево, 3 VII 1959, П. Жудова, М. Груздева (MW). **Оренбургская обл.:** prope pag. Spasskoe, 1839. Karelin (MW); Броды, хребет Саргул, 20 VI 1927, С. Рожанец-Кучеровская; д. Карагузина, 12 VI 1894. С. Коржинский; с. Петровское, 5 VI 1882, Н. Пальчевский (LE); окрестности с. Гирьял, гора Маячная. 18 VI 1964, Р. Савоськина (MHA); в 5 км по дороге от с. Тапла на Тюльган, 11 VII 1981, А. Мулдашев (UFA); Валентиновка Бугурусланского у. Самарской губ., 31 V 1906, А. Терехов (LE); в 5 км к югу от д. Курская Васильевка, 9 VI 1986. А. Мулдашев, А. Галеева (UFA). **Самарская обл.:** Sergiewsk, Claus: Сухари-Матак, 20 VI 1926, Е. Исполатов; между Шиловкой и Липовкой, 11 VI 1885, С. Коржинский: окрестности Нижн. Шунгута, 22 VI 1920, Терехов (LE); между Сидоровкой и Козловкой, 1 VI 1920, он же: Соккармалинский р-н, к западу от ст. Дымки, 10 VIII 1930, С. Курнаев (MW).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т., Федченко Б. А. Oxytropis spicata // Флора СССР. М.; Л. 1948. Т. 13. С. 99.

Князев М. С. Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Определитель высших растений Башкирской АССР. М., 1989. С. 103—106.

Князев М. С. Заметки по систематике и хорологии видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале. I, II, III // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 9. С. 113—122; 2001а. Т. 86. № 1. С. 126—134; 2001б. Т. 86. № 2. С. 79—87.

Рябинина З. Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 164 с.

Филиппов Е. Г., Куликов П. В., Князев М. С. Числа хромосом видов рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 138—139.

Pallas P. S. Reise durch verschiedene Provinzen des Rusischen Reichs, II. Bd 2. St.-Petersburg. 1776. 744 S.

Pallas P. S. Species Astragalorum descriptae et iconibus coloratis illustratae. Lipsiae, 1800. 124 p.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia: A Check-list. Kew. 1996. 724 p.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 2 IX 1998

SUMMARY

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch. is highly polymorphic and may be separated into three races. The specimens from the East Urals and West Siberia are typical *O. spicata* s. str. desribed by P. S. Pallas (1776) from the Upper reaches Uj-river. The race spreading from Wolga (Samara region) to the South-West Urals (Orenburg region) is closely related to *O. confusa* (endemic of South Siberia) and is described as a new species, *O. tatarica*. The race from the South-East Urals (found on the territory between Bolshoj Ik-river and Ural-river) is very similar to *O. spicata* s. str., however it has brighter flowers and is described as a new species, *O. kasakorum*.

УДК 582.893 Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

ДОПОЛНЕНИЕ К РОДУ *DUCROSIA* (*UMBELLIFERAE — TORDYLIEAE*)

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV. ADDITION TO THE GENUS *DUCROSIA* (*UMBELLIFERAE — TORDYLIEAE*)

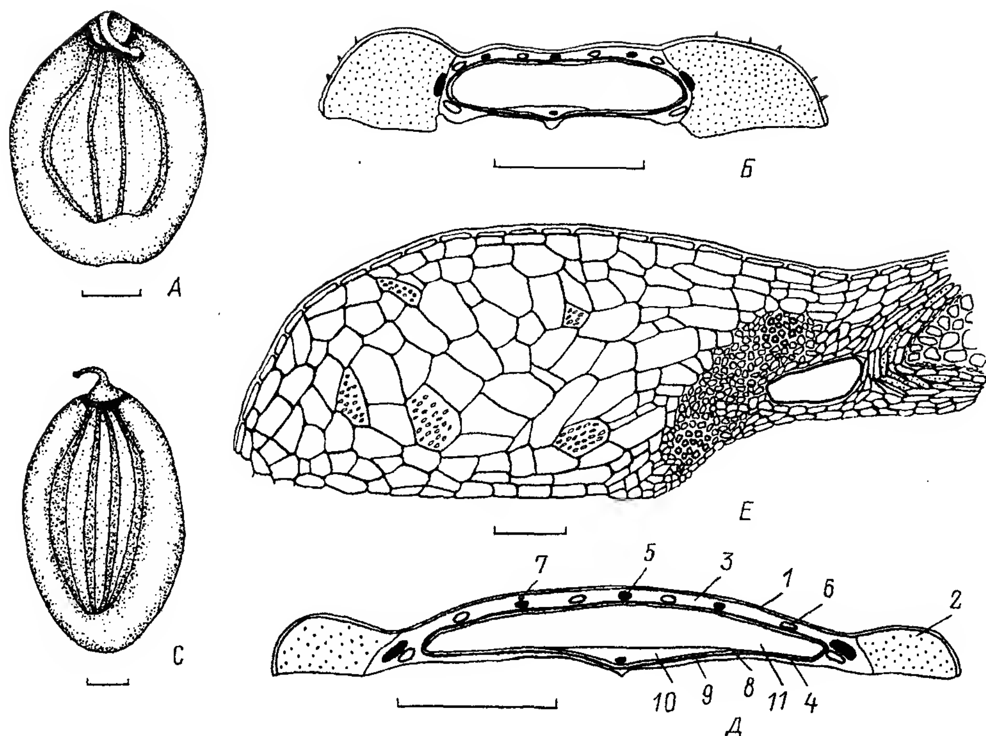
Показано, что 2 вида *Peucedanum*, распространенные на Аравийском п-ове, по своим признакам гораздо ближе к роду *Ducrosia*, чем к *Peucedanum* s. str. Предложены 2 новые номенклатурные комбинации.
Ключевые слова: *Umbelliferae*, *Ducrosia*, *Peucedanum*, систематика, Юго-Западная Азия.

Род *Ducrosia* Boiss. насчитывает в настоящее время всего 4 вида двулетних или многолетних зонтичных, распространенных от Пакистана до Северной Африки, но преимущественно в Юго-Западной Азии (Alava, 1975, 1987). В этом роде в разное время было описано 7 видов, но 3 из них позже были сведены в синонимику близких видов или перенесены в другие роды зонтичных. *D. olivieri* Boiss. et Buhse оказалась синонимом *D. anethifolia* (DC.) Boiss.; *D. ovatiloba* Dunn et Williams была синонимизирована с *Tricholaser afghanicum* Gilli (корректное название — *T. ovatilobum* (Dunn et Williams) Alava); *Ducrosia stenocarpa* Bormn. et Gauba была сначала выделена в монотипный род *Kalakia* Alava (Alava, 1975), а затем синонимизирована (Alava, 1987) с ранее описанным *Cymbocarpum marginatum* Boiss. под названием *Kalakia marginata* (Boiss.) Alava. Из 4 оставшихся видов 3 распространены в Иране (*Ducrosia anethifolia*, эндемичная *D. assadii* Alava и *D. flabellifolia* Boiss.), а вид *D. ismailis* Asch. — в Саудовской Аравии и Египте. Таким образом, в Иране встречается 3 вида рода, в Саудовской Аравии, Ираке, Иордании и Сирии — по 2 вида, в Пакистане, Афганистане и Египте — по 1 виду.

Все принимаемые виды *Ducrosia* имеют характерное строение плодов, хорошо приспособленных к анемохорному распространению в аридных условиях: они сильно сжаты со спинки и имеют хорошо выраженные аэрофоры — участки крупноклеточной воздухоносной паренхимы в краевых ребрах. Этим они весьма напоминают плоды видов рода *Zosima* Hoffm., в котором первый вид *Ducrosia* и был описан. Поэтому вполне естественно отнесение *Ducrosia* к *Peucedaneae — Tordyliinae* (Alava, 1975) или *Tordylieae* (Pimenov, Leonov, 1993), хотя род не упоминается в монографическом обзоре трибы И. П. Манденовой (1959) (sub *Pastinaceae* Koso-Pol. emend. Manden.). Свидетельством принадлежности рассматриваемого рода к *Tordylieae* является также наличие слоя одревесневших прозенхимных клеток во внутренней части мезокарпа, прилегающей к эндокарпу. У большинства видов *Ducrosia* мерикарпии покрыты со спинной стороны мелкими волосками, но у *D. assadii* плоды голые.

В связи с очевидной необходимостью критической ревизии видов крайне гетероморфного и явно полифилетического (в современном понимании) рода *Peucedanum* в Азии и других регионах его распространения мы обратили внимание на сравнительно недавно описанный из Йемена вид *P. inaccessum* C. C. Towns. и на давно известный также из южной части Аравийского п-ова вид *P. areysianum* Deflers, с которым C. C. Townsend (1983) корректно сравнивает свой новый вид в протологе *P. inaccessum*. В описании последнего приведен схематический рисунок поперечного среза мерикарпия с характерными для *Ducrosia* краевыми ребрами, почти целиком состоящими из аэренхимы.

Типовой материал *P. areyssianum* («Bilab Fadhli — Ad cacumina saxosa montes el'Areys. Alt. 1200 m. 1 Mai 1893. A. Deflers») был изучен нами в P, где он представлен несколькими листами. Плоды, 8.0—8.2 мм дл. и 4.0—4.2 мм шир., сильно сжатые со спинки, в очертании овальные или обратнояйцевидные. Зубцы чашечки незаметные. Подстолбия конические; стилодии крючковидно отогнутые короткие (короче подстолбия). Краевые ребра утолщенные, более или менее широкие, белые, а центральная часть мерикарпия бурая; спинные ребра незаметные. Мерикарпии на поперечном срезе уплощенные. Краевые ребра вздутые и заполнены тонкостенными крупными



Общий вид и поперечные срезы мерикарпиев *Ducrosia anethifolia* (*А, Б*) и *Peucedanum areysianum* (*С, Д, Е*).

А, С — мерикарпий со спинки; *Б, Д* — поперечный срез мерикарпия; *Е* — фрагмент мерикарпия в области краевого ребра. *1* — экзокарп, *2* — аэренхима, *3* — мезокарп, *4* — гипендокарп, *5* — проводящие пучки, *6* — ложбиночные секреторные канальцы, *7* — реберные секреторные канальцы, *8* — эндокарп, *9* — семенная оболочка, *10* — фуникулус, *11* — эндосперм. Масштабная линейка: А—Д — 1 мм, Е — 0.1 мм.

клетками аэренхимы со щелевидными порами. Экзокарп однослойный из мелких клеток, прерывается близ дистальных концов краевых ребер; комиссура широкая. Мезокарп из тонкостенных мелких клеток. Реберные пучки тонкие. Секреторные канальцы в ложбинках по 1, а на комиссуральной стороне 2, приближенных к краевым проводящим пучкам. Реберные секреторные канальцы мелкие, заметные не в каждом ребре. Гипэндокарп из нескольких слоев одревесневших мелких клеток. Эндокарп и семенная оболочка из мелких клеток. Эндосперм с комиссуральной стороны плоский.

Эта структура вполне соответствует описанию плодов видов рода *Ducrosia* в работах его монографа R. Alava (1975, 1980, 1987). В приводимом нами рисунке поперечного среза мерикарпия *D. anethifolia* проявляются те же характерные особенности и указаны некоторые детали (например, ширина комиссуры и строение внутреннего слоя мезокарпа), не отмеченные в этих работах. По всем этим признакам виды *Ducrosia* и *Peucedanum areysianum* обнаруживают глубокое сходство. Из некарпологических признаков отметим сходство жизненной формы всех рассматриваемых таксонов и их близость по таким признакам, как окраска лепестков и форма листочков обертки и оберточки. Лепестки у *D. anethifolia* и *D. flabellifolia* зеленовато-желтые, у *P. inaccessum* — желтые, а у *D. assadii* — белые; лепестки *P. areysianum* описаны как белые (Deflers, 1895), но, по нашим наблюдениям, они желтые или зеленовато-желтые. Alava (1987 : 468) так характеризует обертки и оберточки *Ducrosia*: «Bracteae et bracteolae parvae, plerumque reflexae, interdum evanescentes». Deflers (1895 : 305) описывает у *P. areysianum* «...involucro reflexo, 6—10-phyllo:

phyllis linearibus... involucello 1—2-phyllo». Townsend (1983 : 53) для *P. inaccessum* приводит «Involucrum bracteis 5—10 setaceis late albo-marginatis instructum... Involucellorum bracteolis paucis albidis minutis instructum».

Таким образом, нам представляется обоснованным предложить перенести 2 вида *Peucedanum* Аравийского п-ова в род *Ducrosia* с соответствующими номенклатурными комбинациями.

Ducrosia areysiana (Deflers) Pimenov et Kljuykov, comb. nov. — *Peucedanum areysianum* Deflers, 1895, Bull. Soc. Bot. Fr. 42 : 305; Deflers, 1895, Veget. Arab. Trop. Yemen : 426; Blatt., 1921, Fl. Arab. 2 : 216; Schwartz, 1939, Mitt. Inst. Allgem. Bot. Hamburg (Fl. Trop. Arab.) : 178; Migahid et Hammauda, 1974, in Fl. Saudi Arabia : 205; D. Heller et Heyn, 1993, Consp. Fl. Or. 7 : 41; Gabali, 1998, Candollea 53, 1 : 90.

Typus: Yemen «Sud d'Arabie, Bilab Fadhli, ad cacumina saxosa montes el'Areys, alt. 1200 m. 01.05.1893. A. Deflers.» (holo — P!).

Распространение: Саудовская Аравия, Йемен.

Ducrosia inaccessa (C. C. Towns.) Pimenov et Kljuykov, comb. nov. — *Peucedanum inaccessum* C. C. Towns., 1983, Kew Bull. 38 : 53, fig. 1; D. Heller & Heyn, 1993, Consp. Fl. Or. 7 : 41; Gabali, 1998, Candollea 53, 1 : 91.

Typus: Yemen «Yemen Arab Republic, between As Saba' and Al Markah, Jebel Melhan, locally frequent on grassy slopes, 1900 m. 14.06.1979. J. R. I. Wood, 2860» (holo — K).

Распространение: Йемен.

В своей краткой заметке с описанием этого вида из Йемена Townsend (1983), много работавший с африканскими зонтичными, отмечает, что близких таксонов среди африканских *Peucedanum* нет.

Таким образом, после этих переносов мы насчитываем в роде *Ducrosia* 6 видов.

Благодарности

Работа поддержана грантами Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) и Фонда Дж. Сороса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Манденова И. П. Материалы к систематике трибы *Pastinaceae* K.-Pol. emend. Manden. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Тр. Тбилис. бот. ин-та. 1959. Т. 20. С. 3—57.

Alava R. The genus *Ducrosia* and its allies // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1975. Vol. 34. N 2. P. 183—193.

Alava R. New taxa of *Umbelliferae* (*Apiaceae*) from SW Asia // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1980. Vol. 38. N 2. P. 259—266.

Alava R. Ducrosia Boiss. // Flora Iranica. 1987. Lfg. 162. S. 468—472.

Deflers A. Description de quelques plantes nouvelles de l'Arabie meridionale // Bull. Soc. Bot. Fr. 1895. T. 42. P. 297—306.

Pimenov M. G., Leonov M. V. The genera of the *Umbelliferae*. A Nomenclator. Kew. 1993. 156 p.

Townsend C. C. A new species of *Peucedanum* (*Umbelliferae*) from the Yemen Arab Republic // Kew Bull. 1983. Vol. 38. N 1. P. 53—55.

Московский государственный университет
E-mail: pimenov@2.botgard.bio.msu.ru

Получено 4 V 2000

SUMMARY

Two *Peucedanum* species from Arabian Peninsula are more similar to the genus *Ducrosia* than to *Peucedanum* s. str. according to their characters. Two new nomenclature combinations are proposed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.526.325.3(268.45)

© Н. В. Дружков, Е. И. Дружкова

DITYLUM BRIGHTWELLII (*BACILLARIOPHYTA*) В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ МУРМАНА (БАРЕНЦЕВО МОРЕ)

N. V. DRUZHKOV, E. I. DRUZHKOVA. *DITYLUM BRIGHTWELLII* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE COASTAL MURMAN WATERS (BARENTS SEA)

В апреле 1991 г. впервые зарегистрировано нахождение неритической бореальной диатомовой водоросли *Ditylum brightwellii* в Баренцевом море (губа Дальнезеленецкая, Мурман). Столь далекое выдвижение в северные широты умеренно-тепловодного пелагического вида связывается с положительной аномалией температуры воды и максимумом солнечной активности.

Ключевые слова: *Ditylum brightwellii*, Мурман, Баренцево море.

Ditylum brightwellii (West) Grunow является типичным представителем неритической бореальной флоры (Диатомовый анализ, 1949; Drebes, 1974), широко распространенным в прибрежных водах морей Северной Европы (Drebes, 1974; Rijstenbil, 1987). Некоторые авторы (Ricard, 1987) считают представителей рода *Ditylum* космополитными формами. Однако *D. brightwellii* никогда ранее не отмечался не только у Мурманского берега, но и вообще в Баренцевом море (Камшилов и др., 1958; Makarevich, Larionov, 1992). Более того этот вид не приводится и для северных норвежских фьордов (Eilertsen et al., 1981), хотя отмечался в незначительных количествах в прибрежных водах южной Норвегии (Sakshaug, 1972). Этот факт не вызывает удивления, так как *D. brightwellii* является умеренно-тепловодной формой (Диатомовый..., 1949; Drebes, 1974).

На станции постоянного экологического мониторинга Мурманского морского биологического института (ММБИ) РАН в губе Дальнезеленецкой (Бардан и др., 1990) планктонная съемка систематически проводилась с 1986 по 1992 г. и с 1995 по 1999 г. (с частотой не менее одной съемки в неделю). И только единственный раз — в пробе, отобранной 30 апреля 1991 г. в поверхностном горизонте, — нами были зарегистрированы 4 клетки *D. brightwellii* хорошей сохранности с многочисленными интактными хлоропластами. Концентрирование проб проводилось методом обратной фильтрации (Суханова, 1983); фиксация — 2 %-ным нейтральным формалином.

Клетки имели цилиндрическую форму и, следовательно, должны быть отнесены к *Ditylum brightwellii* f. *biangulata* Hustedt — форме, ранее указанной для Черного моря (Диатомовый..., 1949). Длина клетки у обнаруженных нами экземпляров составляла 58.8 мкм (42—84 мкм; $\sigma = 19.1$ мкм) при ширине 29.0 мкм (21—35 мкм; $\sigma = 7.1$ мкм). Таким образом, по сравнению с североевропейскими популяциями, у которых ширина створки варьирует в диапазоне 25—100 мкм (Диатомовый..., 1949; Drebes, 1974), клетки *D. brightwellii*, обнаруженные в губе Дальнезеленецкой, обладают очень мелкими размерами.

По-видимому, на измельчение клеток оказывает влияние, прежде всего, неблагоприятный температурный режим. Даже в самые теплые годы температура воды в поверхностных горизонтах губы Дальнезеленецкой не превышает 10 °С. Зафиксированная нами популяция явно была далека от процветания: расчетные численность и биомасса составляли всего 152 кл./л и 6.8 мкг/л соответственно.

Мы не склонны рассматривать находку *D. brightwellii* как свидетельство вселения вида в Мурманские прибрежные воды и включения его в структуру прибрежного пелагического фитоценоза, поскольку присутствие вида в данном районе не подтвердилось последующими исследованиями 1995—1999 гг. Скорее всего, его регистрация связана с многолетними «осцилляциями» границ бореальной зоны в соответствии с колебаниями климатической системы Северной Атлантики и Баренцева моря (Edlandsvik, Loeng, 1991). В этой связи необходимо отметить, что 1991 г. на Центральном Мурмане был одним из самых теплых за последние четыре десятилетия и характеризовался выраженным максимумом солнечной активности. По-видимому, это и явилось причиной появления в прибрежных водах некоторых представителей низкобореальной флоры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бардан С. И. и др. Комплексный экологический мониторинг в губе Дальнезеленецкая (Баренцево море): летне-осенний период 1989 г. Структурные характеристики. Апатиты, 1990. 36 с.

Диатомовый анализ. Кн. 2: Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядки *Centrales* и *Mediales*. М., 1949. 237 с.

Камшилов М. М., Зеликман Э. А., Роухияйнен М. И. Планктон прибрежья Мурмана // Закономерности скоплений и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурмана и их связь с биологическими, гидрологическими и гидрохимическими процессами. М.; Л., 1958. С. 59—102.

Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М., 1983. С. 97—108.

Drebes G. Marines Phytoplankton: Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). Stuttgart, 1974. 186 p.

Edlandsvik B., Loeng H. A study of the climatic system in the Barents Sea // Polar Res. 1991. V. 10. N 1. P. 45—49.

Eilertsen H. C., Schei B., Taasen J. P. Investigations on the plankton community of Balsfjorden, northern Norway. The phytoplankton 1976—1978. Abundance, species composition, and succession // Sarsia. 1981. Vol. 66. P. 129—141.

Makarevich P. R., Larionov V. V. Taxonomic composition of phytoplankton and history of the phytoplankton studies in the Barents Sea // Phytoplankton of the Barents Sea. Apatity, 1992. P. 17—51.

Ricard M. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 2: Diatomophycées. Paris, 1987. 297 p.

Rijstenbil J. W. Phytoplankton composition of stagnant and tidal ecosystems in relation to salinity, nutrients, light and turbulence // Neth. J. Sea Research. 1987. Vol. 21. P. 113—123.

Sakshaug E. Phytoplankton investigations in Trondheimsfjord, 1963—1966 // K. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 1972. N 1. P. 1—56.

Мурманский морской биологический институт
Получено 16 XII 1999

SUMMARY

The neritic boreal diatom *Ditylum brightwellii* has been recorded for the first time in the coastal Barents Sea (Dalnezelenetskaya Inlet, Central Murman) in April 1991. Such a deep penetration of a moderately warm-water pelagic form into the northern latitudes is apparently explained by the positive anomalies of water temperature and may be maximal solar activity.

УДК 582.542.2 (470.24) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© Э. А. Юрова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

E. A. YUROVA. FLORISTIC FINDINGS IN NOVGOROD REGION

Сообщается о находках 17 редких видов сосудистых растений, из которых 2 — виды Красной книги РФ, 5 видов найдены на территории области впервые, остальные обнаружены в новых флористических районах.

Ключевые слова: флора, Новгородская обл., редкие виды.

Изучение флористического биоразнообразия не только обеспечивает обновление сводок по региональной флоре, но и способствует решению практических вопросов охраны природы.

Ниже приводится сообщение о флористических находках в Новгородской обл. Коллектором является автор (кроме *Colchicum autumnale*).

Прежние местонахождения установлены по «Определителю высших растений Северо-Запада...» (Миняев и др., 1981) и по «Кадастру флоры Новгородской области» (Юрова и др., 1998). Собранные образцы хранятся в Гербарии Новгородского университета, дублеты представлены в Гербарий Ботанического института РАН им. В. Л. Комарова (LE).

Виды, найденные на территории области впервые, отмечены звездочкой.

Виды цветковых растений расположены по алфавиту.

* *Lycopodium tristachyum* (Pursch) Holub. Бор зеленомошник близ базы «Северное сияние», Валдайский национальный парк (далее — ВНП), 15 IX 1998. Отмечен также в Псковской и Ленинградской областях.

Allium waldsteinii G. Don fil. (*A. rotundum* L.). Луг у ручья на экологической тропе у д. Шуя, ВНП, 15 IX 1998. Имеются находки Н. Н. Цвелёва в районе Волховского моста. Новый вид для Валдайского флористического района.

* *Ambrosia artemisiifolia* L. Ж.-д. пути в окрестностях г. Старая Русса, 7 IX 1999. Фенологическая фаза: начало цветения. Ранее отмечен лишь для Ижорского флористического района Ленинградской обл. (Миняев и др., 1981). По-видимому, в ближайшие годы расселение по областям Северо-Запада расширится.

* *Asparagus officinalis* L. Основание крутого склона коренного берега р. Шелони в окрестностях д. Песочки Солецкого р-на, разреженный лес с широколиственными элементами, 7 VII 1999. Высокие побеги с цветами и плодами. Отсутствует в Кадастре флоры (Юрова и др., 1998). Находка свидетельствует о внедрении вида в местную флору.

Astragalus arenarius L. Склон коренного берега р. Шелонь, сосна с дубом на супеси; окрестности д. Песочки Солецкого р-на, 17 VII 1999. Новый вид для Ильменского флористического района. Ранее (Крупкина, Опипко, 1985) отмечен в Боровичском и Пестовском административных районах.

Camelina microcarpa Andrz. Ж.-д. насыпь в черте г. Новгорода, 27 VI 1998. Ранее отмечен в Мстинском флористическом районе (Миняев и др., 1981). Новый вид для Ильменского флористического района.

Centaurium erythraea Rafn. Поляна в лесу, д. Песочки Солецкого р-на, новый вид для Ильменского флористического района, 12 VII 1999. Отмечен (Миняев и др., 1981) также в Валдайском, Мстинском, Ловатском флористических районах.

* *Colchicum autumnale* L. Луг в пойме р. Псижи близ д. Горица Волотовского р-на, 12 IX 1999, В. И. Богданов, определила Г. Ю. Конечная. Несколько больших куртин, цветы без листьев; совместно с мятликом, одуванчиком, клевером. В Ленинградской и Псковской областях встречается редко. Включен в Красную книгу Российской Федерации.

Coleanthus subtilis (Ttatt.) Seidel. Береговая отмель р. Волхова у нового моста в г. Великий Новгород, 5 X 1999. Определение подтверждено Н. Н. Цвелёвым. Ранее

был найден Е. А. Селивановой (1929) по берегам оз. Ильмень, р. Волхов и ее притоков, в последующие 70 лет безуспешно разыскивался ботаниками в местах прежнего произрастания. По мнению многих исследователей (Красная..., 1988), семена сохраняются в иле десятилетиями до прорастания, которое происходит лишь в годы развития обширных отмелей. Не исключено также, что растения пропускают при обследовании по причине малых размеров и позднего появления (сентябрь, октябрь). Включен в Красную книгу Российской Федерации.

Galium trifidum L. Берег оз. Пирос, 15 VIII 1998. Новый для Валдайского флористического района. Ранее (Миняев и др., 1981) отмечен для Ильменского и Мстинского флористических районов.

* *Eragrostis minor* Host. Заросль по ж.-д. насыпи в черте г. Великий Новгород, 10 IX 1998. Заносный вид; для Северо-Западного региона в литературе имеется лишь старое финское указание для г. Зеленогорска Ленинградской обл.

Lactuca tatarica L. Ж.-д. пути в окрестностях г. Старая Русса, 7 IX 1999. Ранее (Миняев и др., 1981) отмечен для Мстинского флористического района.

Oenothera rubricaulis Klebahn. Окрестности д. Песочки Солецкого р-на, верхняя часть крутого склона коренного берега р. Шелонь, 20 VII 1999. Новый вид для Ильменского флористического района. Ранее отмечен в Мстинском, Ловатском, Валдайском флористических районах и в г. Новгороде (Юрова и др., 1998).

Silene tatarica (L.) Pers. Обочина асфальтированной лесной дороги в окрестностях д. Песочки Солецкого р-на, 12 VII 1999. Новый вид для Ильменского флористического района. Ранее (Миняев и др., 1981) отмечен в Мстинском, Мологском, Валдайском флористических районах.

Torilis japonica (Houtt) DC. Окрестности д. Песочки Солецкого р-на, склон коренного берега р. Шелонь (сосняк с дубом), обильно, 17 VII 1999. Новый вид для Ильменского флористического района. Ранее (Юрова и др., 1998) отмечен в Старорусском и Холмском административных районах.

Trichophorum alpinum (L.) Pers. Окраина верхового болота, урочище Пустошки близ д. Петрово Мошенского р-на, 20 VII 1998. Ранее отмечен в Валдайском и Пестовском административных районах (Коротков и др., 1986; Крупкина, Опипко, 1985).

Trisetum flavescens (L.) Beauv. Луг на берегу р. Псижи, у минерального источника, д. Буреги, 15 VIII 1998. Новый вид для Ловатского флористического района. Ранее был известен из Ильменского и Мстинского флористических районов (Юрова и др., 1998).

Благодарности

Автор благодарит Н. Н. Цвелёва и Г. Ю. Конечную за просмотр гербария.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коротков К. О., Морозова О. В., Морозов Н. С. Флористические находки в Валдайском районе Новгородской области // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 816—820.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Крупкина Л. И., Опипко Т. Н. Новые для Новгородской области (в частности, для Мологского флористического района) виды высших растений // Вестн. ЛГУ. Биология. 1985. Вып. 3. № 17. С. 38—44.

Миняев Н. А., Орлова Н. И., Шмидт В. М. и др. Определитель высших растений северо-запада европейской части СССР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1981. 374 с.

Селиванова Е. А. О *Coleanthus subtilis* (Tratt.) Seidel // Докл. АН СССР. 1929. С. 447—451.

Юрова Э. А., Конечная Г. Ю., Крупкина Л. И. Кадастр флоры Новгородской области. Новгород, 1998. 138 с.

Новгородский государственный университет

Получено 26 X 1999

SUMMARY

17 rare vascular plant species from Novgorod region are listed. Of them two are included in the Red Book of the Russian Federation, five species are recorded in the region for the first time.

УДК 581.9 (571.17) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 2

© О. В. Барышева, Г. И. Яковлева

НОВЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ КЕМЕРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

O. V. BARISHEVA, G. I. YAKOVLEVA. THE NEW SPECIES OF VASCULAR PLANTS IN THE FLORA OF KEMEROVO REGION

Приведены сведения о 54 новых для Кемеровской обл. видах сосудистых растений, один из которых является новым для Сибири.

Ключевые слова: флора, новые виды, Кемеровская обл., Сибирь.

За последние годы в результате экспедиционных исследований флоры и растительности Кемеровской обл. и обработки гербарных сборов кафедры ботаники Кемеровского государственного университета были обнаружены виды и роды сосудистых растений, ранее не отмеченные для данной территории. Часть видов являются адвентивными, а часть входит в состав природных фитоценозов. Материалы хранятся в Гербарии Кемеровского госуниверситета. В приведенном ниже списке виды расположены по семействам согласно системе А. Энглера. Названия даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995) и «Флорой Сибири» (1988—1997).

Вид, новый для Сибири

Acalypha australis L. Встречается как сорняк на клумбах в г. Кемерово. Впервые собран Г. Яковлевой, 7 VIII 1994.

Виды, новые для Кемеровской области

Juncus effusus L. Встречается по сырым местам в Горной Шории (окрестности пос. Спасск, г. Таштагол). Неоднократно собирался Г. Яковлевой и П. Волобаевым. 16 VII 1989, 17 VIII 1993.

Sisyrinchium septentrionale Bicknell. Найден Т. Брашовану на сыром лугу в окрестностях пос. Берикуль Тисульского р-на, 10 VIII 1994.

Rhynchospora alba (L.) Vahl. Небольшими куртинами встречается в лесном поясе Кузнецкого Алатау и Горной Шории. Собран Г. Яковлевой в заболоченном пихтовом лесу в окрестностях д. Усть-Анзас Новокузнецкого р-на, 15 VIII 1993. В 1997 г. был собран и определен Л. Горшковой и Н. Фоминой в лесной зоне заповедника «Кузнецкий Алатау» на болотах.

Scirpus validus Vahl. Произрастает по берегам стоячих и малопроточных водоемов в окрестностях д. Большой Берчикуль Тисульского р-на и в окрестностях г. Гурьевска (П. Волобаев, 11 VII 1992, О. Барышева, 12 VIII 1994).

Bromus mollis L. Зарегистрирован авторами по обочинам дорог в г. Кемерово и его окрестностях, 2 VII 1997, 1 VII 1999.

B. squarrosus L. Собран И. Тарасовой и Г. Яковлевой по каменистым склонам берегов р. Томь и обочинам дорог г. Кемерово, 21 IV 1994, 2 VII 1997.

Elytrigia geniculata (Trin.) Nevski. Собран О. Барышевой на скальных обнажениях в долине р. Томь по левому берегу Лачиновской курьи, 4 VIII 1997.

Lolium perenne L. Собран Г. Яковлевой и К. Лазаревым на пустыре, а также по обочинам дорог в г. Кемерово, IX 1995, 2 VII 1997.

Panicum miliaceum subsp. *ruderale* (Kitag.) Tzvelev. Найден Г. Яковлевой на береговых песчаных наносах Лачиновской курьи в Крапивинском р-не и на обочине дороги в г. Кемерово, 16 VII 1996, 21 VIII 1997.

Chenopodium polyspermum L. В небольшом количестве часто встречается на песчаных и галечниковых отмелях р. Томь и ее притоков. Впервые был собран Г. Яковлевой («Крапивинский р-н, окрестности д. Ажендарово. О-в Средний на р. Томь. Галечниковая отмель, 17 VIII 1984»). В последующие годы собирался неоднократно.

Amaranthus blitoides S. Wats. Собран Г. Яковлевой на обочине дороги по левому берегу р. Искитимки в г. Кемерово, 25 VIII 1989, 1 VIII 1994.

Portulaca oleracea L. Встречается как сорняк на клумбах в г. Кемерово. Впервые отмечен Г. Яковлевой, 9 VII 1997.

Dianthus barbatus L. Несколько экземпляров собрано О. Барышевой на опушке соснового леса в окрестностях г. Гурьевска, 27 VIII 1993.

Elisanthe viscosa subsp. *quadriloba* (Turcz.) Zuev. Собран авторами на каменистых склонах южной экспозиции в долине р. Томь в Кемеровском р-не, 4 VII 1989, 5 VII 1998.

Scleranthus annuus L. Найден Л. Востриковой на галечнике по берегу р. Кондома в окрестностях пос. Спасск Таштагольского р-на, 2 VII 1976.

Corydalis solida subsp. *subremota* (M. Popov) Peschkova. Встречается по опушкам хвойного леса в окрестностях пос. Акимо-Анненка Тяжинского р-на. Собран Н. Назаровой, 1 V 1997, 12 V 1998. Ранее был найден О. Чигиной в Беловском р-не на опушке осиново-березового леса в 3 км севернее с. Поморцево, 1 VI 1983.

Chorispora tenella (Pallas) DC. Собран И. Тарасовой на обочине дороги в г. Кемерово, 18 VII 1996.

Crataegus dahurica Koehne ex Schneider. Встречается изредка в степной зоне Кузнецкой котловины и южной окраины Западно-Сибирской равнины. Авторами зарегистрировано более десяти местонахождений, приуроченных к фрагментам ковыльно-разнотравной степи, 14 VII 1994, 3 VII 1995, кустарниковым зарослям, 15 IX 1987, каменистым обнажениям, 8 VII 1999, 2 IX 1999, опушкам березовых и сосново-березовых лесов, 15 IX 1989, 12 IX 1998.

Lathyrus sylvatica L. Небольшая популяция зарегистрирована на опушке осиново-березового леса в окрестностях бывшего с. Лачиново Крапивинского р-на, 8 VII 1989, 11 VII 1995. Собирался Г. Яковлевой на протяжении последних десяти лет.

Oxytropis strobilacea Bunge. Неоднократно собирался О. Барышевой в каменистой степи в окрестностях г. Гурьевска, 2 VIII 1995, 6 V 1997, ранее собирался Р. Смутило в разнотравно-злаковой степи в окрестностях с. Морозово Промышленовского р-на, 19 VI 1978.

Vicia nervata Sipl. Встречается почти повсеместно по каменистым склонам и осыпям. Неоднократно был собран авторами, 22 VI 1993, 5 VII 1995, 5 VII 1998.

Trifolium spadiceum L. Собран И. Руклинской на пойменном лугу в окрестностях с. Подъяково в Кемеровском р-не, 5 VII 1978; найден также И. Сергеевой на сыром лугу в окр. С. Верх-Чумыш в Прокопьевском р-не, 10 VII 1980.

Euphorbia helioscopia L. Изредка встречается в лесостепной зоне как сорное на полях и по обочинам дорог в городах Кемерово, Ленинск-Кузнецкий и их окрестностях. Неоднократно был собран Г. Яковлевой и К. Лазаревым, 22 VIII 1985, 19 VIII 1995.

Hibiscus trionum L. Собран Г. Яковлевой в г. Кемерово по обочинам дорог, 1 VIII 1999.

Malva mohileviensis Downar. Встречается изредка как сорное на полях, вдоль дорог, на пустырях в окрестностях городов Кемерово, Гурьевск, Таштагол, а также

с. Салтымаково Крапивинского р-на. Неоднократно был собран авторами, 8 VIII 1987, 5 VIII 1993, 10 VII 1994, 28 VIII 1995.

Viola tricolor L. Собран Е. Грошевой на окраине зернового поля в окрестностях г. Анжеро-Судженск, 4 VII 1996.

Oenothera rubricaulis Klebahn. Найден Е. Федоровой в значительном количестве на горных отвалах в окрестностях г. Мыски Новкузнецкого р-на, 20 VIII 1997.

Sphallerocarpus gracilis (Bess. ex Trev.) Koso-Pol. Зарегистрирован Г. Яковлевой как сорное по обочинам дорог в окрестностях с. Кураково Чебулинского р-на, 12 VII 1999.

Hypopitys monotropa Crantz. Изредка встречается в сырых хвойных лесах, осинниках в окрестностях бывшего с. Лачиново Крапивинского р-на и с. Усть-Анзас Таштагольского р-на. Собран авторами, 13 VIII 1990, 13 VIII 1993.

Collomia linearis Nutt. Несколько экземпляров найдено Е. Саранчиным на пустыре в г. Таштагол, 9 VII 1994. Кроме того, в небольшом количестве был обнаружен Г. Яковлевой на обочине дороги в с. Кураково Чебулинского р-на, 12 VII 1999.

Convolvulus bicuspidatus Fischer ex Link. Найден в значительном количестве Г. Яковлевой на глинистых склонах и единичными экземплярами в луговой степи в окрестностях с. Шестаково Чебулинского р-на, 5 VII 1999.

Borago officinalis L. Дичает, встречается как сорное по огородам и обочинам дорог в пос. Спасск Таштагольского р-на (Г. Яковлева, 9 VII 1974, С. Кутькина, 28 VII 1987).

Galeopsis speciosa Miller. Изредка встречается по обочинам дорог в лесостепной зоне (О. Михеева, 20 VII 1980, Н. Махнюк, 10 VIII 1984, Г. Яковлева, 7 IX 1986).

Dracocephalum peregrinum L. Встречается почти повсеместно по каменистым обнажениям в долине р. Томь в лесостепной зоне в Яшкинском и Кемеровском районах. Неоднократно был собран авторами, 6 VIII 1983, 24 VI 1997, 5 VII 1998. Впервые собран Г. Яковлевой в 1973 г. в окрестностях д. Подъяково Кемеровского р-на.

Lamium amplexicaule L. Обнаружен по обочинам дорог в г. Кемерово (Г. Яковлева, 9 VII 1997).

Salvia verticillata L. Несколько экземпляров найдено Г. Яковлевой на остепненном склоне в долине р. Кондома в окрестностях пос. Спасск Таштагольского р-на, 25 VII 1987.

Stachys annua (L.) L. Изредка встречается в лесостепной зоне как сорняк на полях, по обочинам дорог в населенных пунктах. Зарегистрирован Е. Вилковой, 11 VII 1982, Г. Яковлевой, Ю. Овчинниковым, 11 IX 1983. В настоящее время активно расселяется.

Chaenorhinum minus (L.) Lange. В значительном количестве растет на автодорожной галечниковой насыпи по правому берегу р. Кондома в г. Таштагол. Собран авторами, 8 VIII 1993.

Veronica persica Poir. Найден Г. Яковлевой в значительном количестве на клумбах и по обочинам дорог в г. Кемерово, 9 VII 1997.

Orobanche cumana Wallr. Зарегистрирован авторами на каменистых склонах в долине р. Томь в окрестностях г. Кемерово, 9 VII 1989, а также в каменистой степи в окрестностях г. Гурьевска, 2 VII 1995.

Succisa pratensis Moench. Собран О. Никитиной на опушке осиново-березового леса в окрестностях с. Николаевка в Чебулинском р-не, 18 VII 1997.

Echinocystis lobata (Michaux) Torrey et Gray. Повсеместно распространяется по долинам рек (ивняки, глинистые склоны и обрывы) вблизи населенных пунктов. Неоднократно был собран авторами в окрестностях сел Ажендарово и Салтымаково Крапивинского р-на, 12 VIII 1985, 17 VII 1986 и окрестностях г. Гурьевска, 18 VIII 1993, 11 VII 1994.

Campanula rapunculoides L. «Сбегает из культуры», встречается в населенных пунктах по обочинам дорог в г. Кемерово (Г. Яковлева, 20 VIII 1993, К. Лазарев, 25 VIII 1995).

Ambrosia artemisifolia L. Несколько экземпляров обнаружено Г. Яковлевой на пустыре в г. Прокопьевске, 20 VIII 1997.

Arctium leiospermum Juz. et C. Serg. Встречается по обочинам дорог, залежам, пустырям и галечникам в окрестностях населенных пунктов. Впервые был собран в 1984 г., в настоящее время активно распространяется.

Centaurea jacea L. Изредка встречается по лугам и галечникам. Неоднократно был собран авторами в окрестностях городов Новокузнецка и Междуреченска, 25 VII 1987, 8 VIII 1999. Впервые был собран Г. Егоровым в окрестностях д. Сосновка Беловского р-на, 7 IX 1966.

C. diffusa Lam. Небольшими куртинами встречается у подножий каменистых склонов и на галечниках в окрестностях сел Кураково, Чумай и Шестаково Чебулинского р-на. Собран Г. Яковлевой, 5—17 VII 1999.

Galinsoga parviflora Cav. Встречается как сорняк по обочинам дорог, клумбам, пустырям в городах Кемерово, Таштагол, Гурьевск. Впервые был найден Г. Яковлевой в 1990 г. Впоследствии был собран авторами неоднократно.

Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey. Изредка встречается в Кузнецкой степи по обочинам дорог и глинистым берегам рек в окрестностях с. Мохово Беловского р-на и окрестностях с. Шабаново Ленинск-Кузнецкого р-на (О. Чигина, 28 VII 1983, Г. Яковлева, 10 VII 1995).

Lapsana communis L. Зарегистрирован в Новокузнецком р-не на полях и по обочинам дорог (Г. Яковлева, 19 VII 1996).

Senecio dubitabilis C. Jeffrey et Y. L. Chen. Изредка встречается по железнодорожным насыпям в окрестностях г. Гурьевска. Собран О. Барышевой, 27 VII 1994.

S. viscosus L. Зарегистрирован О. Барышевой на железнодорожной насыпи в окрестностях г. Гурьевска, 27 VII 1994.

Serratula marginata Tausch. Большая популяция обнаружена Г. Яковлевой по южным склонам в каменистой степи в окрестностях с. Шестаково Чебулинского р-на, 5 VII 1999.

Благодарности

Авторы благодарны за помощь в обработке материала проф. И. М. Красноборову и М. Н. Ломоносовой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Флора Сибири. Новосибирск, 1988—1997. Т. 1—13.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Кемеровский государственный университет Получено 28 II 2000

SUMMARY

54 vascular plant species new for Kemerovo region are listed. Of them one is new for Siberia.

УДК 582.824.4 : 581.9 (571.6) Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 4

© А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова

HYPERICUM LAXUM (*HYPERICACEAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ РОССИИ (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

A. E. KOZHEVNIKOV, Z. V. KOZHEVNIKOVA. *HYPERICUM LAXUM* (*HYPERICACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF RUSSIA (PRIMORSKY TERRITORY)

В Южном Приморье выявлен новый для флоры России вид *Hypericum laxum*. Растение найдено в северо-восточной части Хасанского природного парка на мокрых и заболоченных лугах.

Ключевые слова: Южное Приморье, *Hypericum laxum*, рефугиум, флора, Хасанский природный парк.

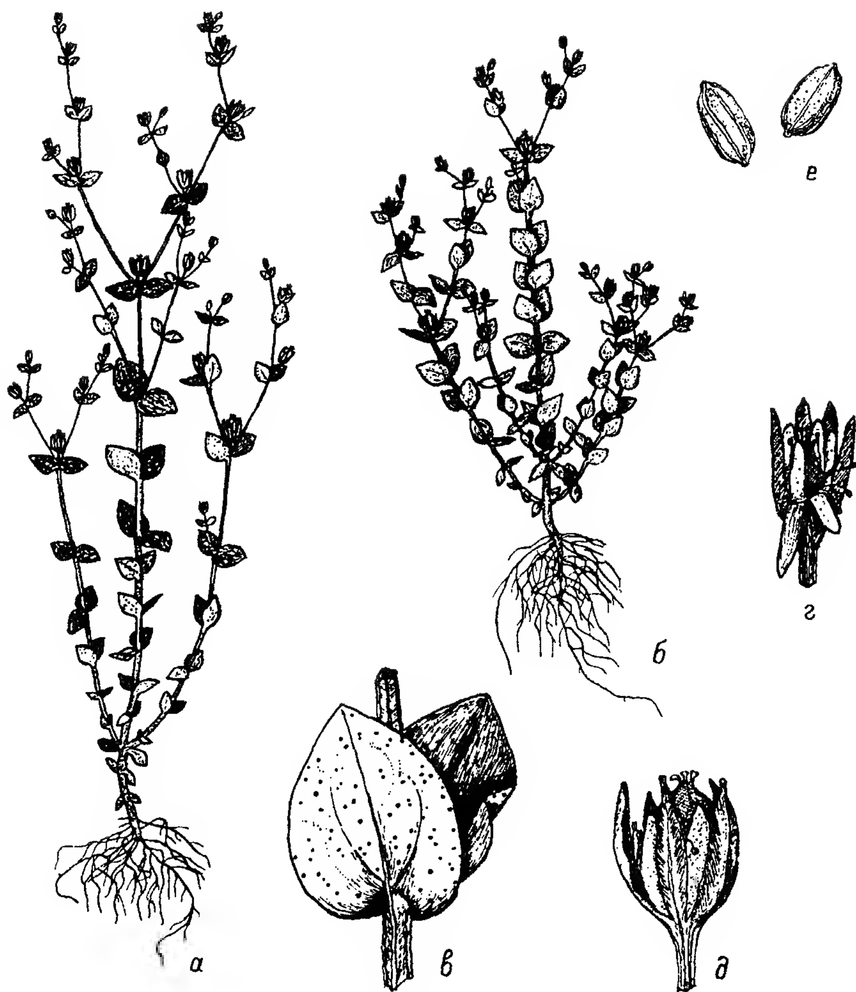
Флора Южного Приморья насыщена видами сосудистых растений, основная часть ареала которых располагается в умеренно теплых, субтропических и тропических областях Восточной Азии. Местонахождения редких и реликтовых растений имеются и на территории Хасанского природного парка в окрестностях горы Голубиный Утес.

Голубиный Утес, объявленный в 1986 г. комплексным памятником природы (Охраняемые..., 1988; Берсенев, 1997), расположен на заболоченной приморской равнине в 15 км к северо-востоку от устья р. Туманная (Туманган) и представляет собой обособленный горный массив около 1—1.5 км в поперечнике с несколькими безлесными вершинами. С 1997 г. Голубиный Утес с прилегающими участками приморской равнины входит в зону заказного охранного режима Хасанского регионального природного парка.

Голубиный Утес с прилегающими к нему участками приморской равнины представляет собой крупный рефугиум видов сосудистых растений теплоумеренной третичной флоры, в настоящее время характерных в большинстве своем для теплоумеренных и субтропических областей Восточной Азии. Характерной чертой произрастания многих ее представителей на юге российского Дальнего Востока выступает их явная приуроченность к приокеаническим территориям. Распространение этих видов здесь зачастую ограничено территорией Южного Приморья, где расположены северные пределы их современного распространения.

Исследования авторов, проведенных в 1993, 1994 и 1999 гг. в окрестностях Голубиного Утеса, позволили установить, что его локальная флора особенно насыщена редкими и реликтовыми видами (*Deinostema violacea* (Maxim). Yamazaki, *Fimbristylis* aff. *dichotoma* (L.) Vahl, *Lipocarpha microcephala* (R.Br.) Kunth, *Mitrasacme indica* Wight, *Rhynchospora fujiiana* Makino, *Utricularia caerulea* L. и др.) (Кожевников, Кожевникова, 1999, 2000а, б). К числу флористических находок относится и описываемый в настоящей статье вид *Hypericum laxum* (Blume) Koidz., отсутствующий как в современных обобщающих сводках по флоре РФ и ее дальневосточного региона (Сосудистые..., 1985—1996; Черепанов, 1995), так и в специальных публикациях последних лет.

Описание *H. laxum* составлено по литературным данным (Nakai, 1952; То Бон Соб и др., 1956; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; T. Lee, 1993; Fu, 1995; Y. Lee, 1996), собственным сборам и полевым наблюдениям авторов. Изображение растения и отдельных его частей (см. рисунок), а также их размеры в описании приведены по образцам растений, собранным в Приморском крае: «...Хасанский р-н, 8 км к востоку от пос. Хасан, гора Голубиный Утес (180 м) — восточное подножие, сырой злаково-разнотравный луг по низкой приморской террасе, вдоль грунтовой зарастающей дороги, на супесчаных участках, часто, alt. 1—1.5 м над ур. м., № 159-4, Кожевников А., Кожевникова З., 13 VIII 1994; ...восточное подножие, заболоченный луг на приморской террасе, у водоемов вдоль грунтовой зарастающей дороги, на нарушенных торфянистых участках, единично (группами), alt. 1—1.5 м над ур. м., № 159-5, Кожевников А., Кожевникова З., 19 VIII 1994; ...восточное подножие, сырой злаково-осоковый луг у озера под скалистым ЮВ склоном, часто, alt. 3—5 м над ур. м., Кожевников А., Кожевникова З., 22 VIII 1994; ...северное подножие, мокрый злако-



Hypericum laxum.

а, б — внешний вид растения из разных местообитаний, *в* — часть стебля с листьями, *г* — общий вид цветка на стадии начала цветения, *д* — общий вид цветка на стадии окончания цветения, *е* — семена.

во-осоковый луг с разнотравьем, на обнаженной почве у машинной колеи, единично, alt. 4—5 м над ур. м., № 159-50, Кожевников А., Кожевникова З., Коркишко Р., 28 VIII 1999; ...ЮВ подножие, сырой разнотравный луг близ водоемов, редко-единично, alt. 2—3 м над ур. м., № 159-291, Кожевников А., Кожевникова З., 4 X 1999; ...ЮВ подножие, приморская равнина, сырой осоково-разнотравный луг, единично, alt. 2—3 м над ур. м., № 159-297, № 159-311, № 159-321, Кожевников А., Кожевникова З., 4 X 1999» (LE, MW, MHA, VLA).

Hypericum laxum (Blume) Koidz., 1926, Bot. Mag. Tokyo 40 : 344. — *Brathys laxa* Blume, 1852, Mus. Bot. Lugd.-Bat. 2 : 19. — *H. yabei* Lévl. et Vaniot ex Lévl., 1906, Bull. Soc. Bot. Fr. 53 : 501. — Зверобой рыхлый.

Растение однолетнее. Стебли (2) 5—8 (15) см выс., тонкие, гладкие, 4-гранные (ребристые), в верхней части (реже от основания) ветвистые, прямые. Листья в средней части стебля эллиптические или овальные, (1.6) 3—4 (7) мм дл. и (1) 3—5 мм шир., туповатые, при основании закругленные или неглубоко сердцевидные, сидячие, полустеблеобъемлющие, супротивные, верхние — более мелкие, покрыты точечными железками. Цветки около 5 мм в диам., в щитковидных малоцветковых

соцветиях. Прицветники листовидные, железистые. Чашелистики (1.8) 2—2.7 мм дл., узкопродолговатые, острые, без железок, красновато-бурые. Лепестки 1.7—2.5 мм дл., узкопродолговатые или ланцетные, острые, без железок, желтые. Тычинок 8—10, пыльники около 0.1 мм в диам., шаровидные. Столбики 0.3—0.5 мм дл., трехраздельные. Коробочка (1.8) 2—2.5 мм дл., (1.5) 1.6—1.9 мм шир., овальная, раскрывается тремя створками. Семена около 0.3 мм дл., и 0.1 мм шир., эллиптические, соломенно-желтые. Цв. VIII. Пл. VIII—IX.

Число хромосом неизвестно. Для близкого вида *H. japonicum* Thunb. установлено число хромосом 2n = 16 (Хромосомные..., 1969).

Географическое распространение: Сев.-Вост. Китай (Маньчжурия), Корея, Япония (Хоккайдо — юго-зап., Хонсю, Сикоку, Кюсю, Рюкю). В пределах северной части Кореи *H. laxum*, по-видимому, отсутствует или встречается очень редко, так как не приводится в сводке В. Л. Комарова (1949, 1950а, б) по флоре Маньчжурии.

Иллюстрации: То Бон Соб и др. (1956 : 309, как *H. yabei*).

Популяция *H. laxum* из окрестностей горы Голубиный Утес самая северная в пределах ареала вида. Она представлена исключительно однолетними растениями, тогда как в Японии (Ohwi, 1965) этот вид наряду с однолетними имеет и многолетние формы. По всей вероятности, *H. laxum* принадлежит к жизненной форме одно-двулетних или малолетних растений. Растения, найденные нами, в отличие от японских имеют более мелкие размеры. Их высота (2) 5—8 (15) см (а не 5—20 (35) см), листья (1.6) 3—4 (7) мм дл. и (1) 3—5 мм шир. (а не 5—10 мм дл. и 3—8 мм шир.), коробочки (1.8)2—2.5 мм дл. (а не около 3 мм дл.) и др. Общие размеры растений, описанных в Корее и Китае, колеблются соответственно в пределах 5—30 и 5—35 см выс.

Одной из важнейших задач научно-исследовательских и научно-организационных работ в Хасанском природном парке должно стать выявление полного таксономического состава локальной флоры Голубиного Утеса и постановка мониторинговых исследований за состоянием уникальных представителей флоры на этой территории.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берсенев Ю. И. Особо охраняемые природные территории Приморского края (учебно-методическое пособие). Владивосток, 1997. 37 с.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии // Избр. соч. М.; Л., 1949. Ч. 1. Т. 3. 526 с.; 1950а. Ч. 2. Т. 4. 768 с.; 1950б. Ч. 3. Т. 5. 816 с.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новый для флоры России род *Lipocarpha* (*Cyperaceae*) с территории российского Дальнего Востока (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 6.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Новый для флоры России вид *Utricularia caerulea* (*Lentibulariaceae*) с территории Хасанского природного парка (Приморский край) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2000а. Т. 105.

Кожевников А. Е., Кожевникова З. В. Находка *Mitrasacme indica* Wight на Дальнем Востоке (Приморский край) из нового для флоры России семейства *Loganiaceae* (триба *Spigelieae*) // Бот. журн. 2000б. Т. 85. № 5. С. 130—134.

Охраняемые природные территории южной части Дальнего Востока / В. П. Селедец и др. Владивосток, 1988. 120 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; СПб., 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 395 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Хромосомные числа цветковых растений. Л., 1969. 928 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Fu P. (ed.). Clavis plantarum Chinae Boreali-Orientalis. 1995. 1006 p. (На кит. яз.).

Lee T. B. Illustrated Flora of Korea. Seoul, 1993. 992 p. (На кор. яз.).

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1238 p. (На кор. яз.).

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz, 1979. 715 p.

То Бон Соб, Сим Хак Чжин, Им Рок Чжэ. Иллюстрированная книга корейских растений. Пхеньян, 1956. 522 с. (На кор. яз.).

Nakai T. A synoptical sketch of Korean flora, or, the vascular plants indigenous to Korea, arranged in new natural order // Bull. Nat. Sci. Museum. Tokyo. 1952. N 31. P. 1—152.
Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1081 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
E-mail: botany@eastnet.febras.ru

Получено 15 II 2000

SUMMARY

Hypericum laxum (Blume) Koidz. was collected in the southern part of the Primorsky Territory near North Korea frontier. It is the first record from a single point of this Japanese-Manshurian species in Russia. Plants are found on the territory of Khasansky Natural Park in wet and swamp meadows of low coastal plane near eastern and northern foots of the Mt. Golubiny Utyos (180 m). The specimens of *H. laxum* from Primorsky Territory are distinguished from those of Japan by several characters.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) 581.9

© В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОКАЗАТЕЛЯ «СКВОЗИСТОСТЬ ПОЛОГА ДРЕВОСТОЯ» ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В ЛЕСУ

V. S. IPATOV, L. A. KIRIKOVA. THE APPLICATION OF THE «CROWN TRANSPARENCY» INDEX FOR THE EVALUATION OF ECOLOGICAL CONDITIONS IN THE FOREST

Дано сравнение разных вариантов измерения сквозистости полога древостоя при определении различных показателей микроклимата.

При исследовании зависимости нижних ярусов леса от древостоя существенным моментом является экологическая интерпретация обнаруживаемых связей. Древостой, прежде всего кроновый слой, является в лесу главным элементом, формирующим фитоклимат. От сквозистости (ажурности) полога крон зависит радиационная обстановка (световой и температурный режимы), проникновение осадков к нижним ярусам.

Прямое измерение микроклиматических параметров настолько трудоемко, что не может быть использовано при получении массового материала для множества пробных площадей. Косвенным показателем экологической обстановки под пологом леса является сквозистость полога крон. Под сквозистостью мы понимаем суммарную проекцию любых просветов в древостое на мысленную полусферу, ограниченную горизонтом над любой точкой под пологом леса.

Существуют разные способы оценки сквозистости, включая фотографический; мы используем зеркальный сквозистомер собственной конструкции (Ипатов и др., 1979). Нами предложено определение сквозистости для части полусферы выше 15° от горизонта по 16 направлениям (разные азимуты и склонения, включая зенит). Как показали наши измерения, увеличение числа направлений незначительно повышает точность определения. По полученным значениям определяется средняя сквозистость.

Сквозистость хорошо коррелирует с проходящей под полог солнечной радиацией (Акулова и др., 1966; Цельникер и др., 1967; Цельникер, 1969; Алексеев, 1975; Ипатов и др., 1979). По нашим данным, полученным в сосновых лесах средней тайги (Карелия), при сквозистости в диапазоне от 27 до 85 % зависимость освещенности от сквозистости, выраженная коэффициентом детерминации, оказалась очень высокой: в ясную погоду r^2 = 0.98, в пасмурную — 0.89. Менее, но также высока зависимость средней суточной температуры от сквозистости в ясную погоду (r^2 = 0.68); в пасмурную погоду она не обнаружена. Напомним, что коэффициент детерминации показывает долю варьирования признака (в данном случае освещенность, температура) от фактора (сквозистость). Здесь и далее достоверность корреляции составила более 0.95, зависимость — прямолинейная.

Определение сквозистости по 16 направлениям довольно трудоемко. Мы рассмотрели возможность косвенной оценки варьирования освещенности и температуры от сквозистости, оцениваемой лишь в одном направлении — в зенит (на мысленную плоскость над пологом леса). Оказалось, что сквозистость, полученная как средняя по 16 направлениям, определила 97 % варьирования освещенности (r^2 = 0.97), в то время как измеренная в зенит — только 9 % (r^2 = 0.09).

Связь показателей температурного режима также теснее со сквозистостью, определенной как средняя по 16 направлениям, нежели только в зенит. Так, для средней

Зависимость связи количества осадков, проникающих под крону, и сквозистости при разных способах сс определения

Количество осадков, мм	r^2		Размах сквозистости, %	
	16 направлений	зенит	16 направлений	зенит
18.0	0.13	0.42	60—95	23—100
8.0	0.56	0.90	40—81	50—93
4.0	0.21	0.86	60—95	23—100
1.3	0.62	0.83	28—52	10—80
0.5	0.40	0.40	28—52	10—80

дневной температуры (с 12 до 16 ч) значения r^2 равны 0.41 и 0.05 соответственно. Эти данные получены в широком диапазоне сквозистости (27—80 %) при колебаниях температуры в разных точках от 22 до 26 °С. Подобная картина обнаружена и в случае сопоставления сквозистости и максимальной температуры в течение суток: коэффициент детерминации при использовании значения сквозистости, полученного по 16 направлениям, в 3 раза выше коэффициента, в основе которого только значение сквозистости в зенит (0.80 и 0.29). Таким образом, сквозистость, определенная по 16 направлениям (в полусфере), является по сравнению со сквозистостью в зенит лучшей косвенной интегральной оценкой варьирования освещенности и температуры под пологом леса.

Иначе обстоит дело с осадками, проникающими под полог крон деревьев. В таблице приведены данные о зависимости связи количества влаги и сквозистости, также измеренной по 16 направлениям и в зенит. Коэффициент детерминации существенно выше (часто в 2—3 раза) при использовании значений сквозистости в зенит, различаясь при дождях разной интенсивности. При сильном ливневом дожде эта зависимость несколько меньше, чем при дождях средней и слабой интенсивности, по-видимому, из-за перераспределения осадков в кроновом слое. Лишь при очень слабом дожде, когда под кроны попадает крайне мало осадков, нет различия зависимости их от сквозистости, оцениваемой разными способами.

Таким образом, надежной косвенной оценкой варьирования освещенности под пологом крон деревьев служит сквозистость, измеряемая в полусфере. Для оценки количества осадков, проникающих под полог древостоя, достаточно измерить сквозистость в зенит, что позволит существенно экономить время.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акулова Е. А., Жмур Д. Г., Цельникер Ю. Л. Количество и спектральный состав света под пологом леса разной сомкнутости и состава // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 6. С. 805—819.

Алексеев В. А. Световой режим леса. Л., 1975. 226 с.

Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Бибиков В. П. Сквозистость древостоев: измерение и возможность использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 11. С. 1615—1624.

Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., 1969. 98 с.

Цельникер Ю. Л., Князева И. Ф., Акулова Е. А. Видимая и инфракрасная радиация под пологом хвойных и лиственных древостоев // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., 1967. С. 48—64.

Санкт-Петербургский государственный университет
E-mail: ipatov@OP5241.spb.edu

Получено 13 XI 2000

SUMMARY

The index «crown transparency characteristic» is recommended for evaluation of crown transparency in the zenith is sufficient for estimation of the amount of rainfall penetrating the canopy. It should be measured in a hemisphere along 16 directions.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© Т. А. Работнов

ПАМЯТИ ГЕЙНЦА ЭЛЛЕНБЕРГА (01.08.1913—02.05.1997)

T. A. RABOTNOV. IM MEMORIAM: HEINZ ELLENBERG (01.08.1913—02.05.1997)

Гейнц Элленберг родился в Гамбурге 1 августа 1913 г. в семье учителя физики и математики. Через некоторое время семья Элленбергов переехала в Ганновер, где жил и работал Райнгардт Тюксен (R. Tüxen). Под его влиянием Элленберг решил стать ботаником и посвятить свою жизнь изучению растительности. По завершении среднего образования в 1932 г. по совету Тюксена Элленберг направился в Монпелье, где Браун-Бланке создал международную геоботаническую станцию по изучению растительности Средиземноморья и Альп. На этой станции Элленберг ознакомился с методами исследования растительности, разработанными Браун-Бланке. Университетское образование Элленберг получил в Гейдельберге, Ганновере, Гёттингене, где в 1938 г. закончил университет и под руководством заведующего кафедрой ботаники Франца Корпса защитил докторскую диссертацию о смешанных дубово-буковых лесах северо-западной Германии. Эта диссертация была опубликована в 1939 г. и многократно цитировалась в немецкой геоботанической литературе.

По завершении университетского образования Элленберг приступил к работе под руководством Тюксена в Ганновере в Управлении по картированию растительности. Картирование было предпринято с практической целью — создать научную основу для мелиорации и рационального использования земель сельскохозяйственного значения, главным образом лугов. В Ганновере Элленберг проработал с перерывом на время войны до 1947 г., когда он перешел в Высшую сельскохозяйственную школу в Гогенгейме, пригороде Штутгарта, где он начал работать под руководством Генриха Вальтера. Здесь сформировалось экологически-экспериментальное направление исследований Элленберга. Помимо преподавания он изучал полевые сорные растения и луга.

Период работы в Гогенгейме был весьма продуктивным для Элленберга. Здесь он защитил вторую докторскую диссертацию и опубликовал ее в 3 книгах, имеющих общий заголовок «Сельскохозяйственная фитосоциология». Первый выпуск (1950) был посвящен индикаторному значению сорных полевых растений. Второй выпуск, опубликованный в 1952 г. при участии А. Штельна под названием «Сенокосы и пастбища в связи с условиями произрастания растений», представлял собой по сути дела краткое изложение основ луговедения. В нем были рассмотрены основные типы лугов Германии в связи с условиями произрастания растений. Этому направлению в изучении растительности Элленберг следовал все последующие годы своей деятельности. В книге было уделено много внимания биологии и экологии луговых растений. Обстоятельно был рассмотрен вопрос о возникновении у луговых растений воздухопроводящей ткани (аэренхимы) при произрастании растений в условиях плохой аэрации почвы. В книге была помещена таблица, где для 363 видов по 5-балльной шкале были даны средние отношения видов к свету, теплу, увлажнению, реакции почвы и обеспечению азотом. Таким образом, и в первой, и во второй книге «Сельскохозяйственная фитосоциология» были опубликованы многочисленные дан-

ные по индикаторному значению полевых сорняков и луговых растений. Характерно, что в этих данных уделено внимание обеспечению растений азотом. До Элленберга при экологических исследованиях растений на это не обращали должного внимания. Исследования по индикаторному значению растений были развиты Элленбергом через 20 лет в период его работы в Гёттингене. Третий выпуск «Сельскохозяйственной фитосоциологии» (1954) был посвящен использованию геоботанических данных для планирования мелиорации и рационального использования земель сельскохозяйственного значения. Выдающееся значение имел эксперимент, проведенный Элленбергом, по изучению влияния конкуренции на размещение видов растений, на их экологические оптимумы.

В 1952 г. Элленберг на бетонированном основании площадью 100 м^2 создал экспериментальную установку с различной глубиной почвенно-грунтовых вод — от залегания их на поверхности почвы до глубины 1.5 м. На этом фоне были проведены одновидовые и смешанные посевы ряда видов злаков. В результате было установлено, что в смешанных посевах наиболее благоприятные условия по отношению глубины грунтовых вод, для отдельных видов отличаются от тех, которые существуют в одновидовых посевах. Элленберг ввел представление о физиологическом и экологическом поведении видов (Элленберг, 1953—1954). Он не знал, что за 10 лет до этого А. П. Шенников (1942) на основании проведенных им экспериментальных исследований с перемещением участков дернины из одного лугового ценоза в другой ввел представление об экологическом и фитоценотическом оптимуме видов растений. Под экологическим оптимумом он понимал отношение видов к условиям произрастания вне конкуренции с другими видами, а под фитоценотическим — произрастание в условиях смешанных фитоценозов. Таким образом, 2 исследователя под термином «экологический» понимали различные явления: Шенников — в условиях вне конкуренции с другими видами, Элленберг — в условиях межвидовой конкуренции. Поэтому было предложено различать аут- и синэкологические ареалы и оптимумы (Работнов, 1959) и позже — потенциальные и фактические ареалы и оптимумы (Работнов, 1978). К сожалению, Элленберг не включил ряд условий, а именно изучение поведения видов в зависимости от уровня грунтовых вод вне какой-либо конкуренции при размещении отдельных особей видов вне их влияния друг на друга.

Элленберг придавал большое значение результатам своего опыта для луговодства и доложил об этих результатах на совещании по луговодству в Берлине (ГДР) в 1958 г. В этом опыте Элленберг также установил очень важное явление: ксерофиты реагируют на улучшение их обеспечения азотом сравнительно слабо, в то время как мезофиты — очень сильно.

В 1953 г. Элленберг перешел на работу в Гамбургский университет. Здесь помимо преподавания он продолжал изучать и картировать луга, опубликовал геоботаническую карту лугов Баден-Вюртемберга. Им также изданы в этот период 2 важные работы: «Методическое руководство по изучению растительности» (1956) с изложением в нем методов Браун-Бланке (эта книга через 15 лет (1971) была переведена на английский язык и издана в Англии) и «Обобщение данных по влиянию реакции почвы на растения», опубликованное в фундаментальном издании по физиологии растений «Handbuch der Pflanzenphysiologie» в 1958 г.

Свое первое путешествие Элленберг совершил в Южную Америку. В Перу он поднялся от пустынного тихоокеанского побережья до высоты 4000 м в Андах, а затем спустился в область дождевых тропических лесов в бассейне верховьев Амазонки. Таким образом он ознакомился с разнообразными типами тропической растительности. Результаты этой поездки он опубликовал в нескольких статьях. В последующие годы он совершил путешествие в Эквадор, Аргентину и был связан с университетом Ла-Пас (Боливия).

Результаты ознакомления с растительностью тропиков не повлияли на направление работ Элленберга. В 1958 г. он переехал в Цюрих и стал директором Геоботанического института имени Э. Рюбеля. Этот институт был создан в 1948 г. при

участии К. Шретера на средства Рюбеля. Директорами его были выдающиеся геоботаники Г. Брокман-Ерош и Вернер Люди. В институте за 20 лет его существования сложились свои традиции. Элленберг их не нарушил, но значительно усилил эколого-экспериментальное направление исследований. В Цюрихе он уделил больше внимания изучению лесной растительности и под его редакцией вышла книга «О методах изучения растительности и почв лесов» (1967). Особое внимание Элленберг уделил проблеме «Азот как фактор местообитания» и опубликовал по этому вопросу особую работу (1968b). Эту проблему он изучил силами своих аспирантов Леона из Буэнос-Айреса и Вильямса из Лондона. В их исследованиях было уделено особое внимание изменению азотного и водного режимов при внесении на луга азотных удобрений. Элленберг в особой статье прокомментировал результаты этих исследований, в том числе изменение под влиянием внесения удобрений аммонификации и нитрификации. На основе изучения производственного опыта по удобрению лугов он обратил особое внимание на мезофитизацию луговой растительности под влиянием азотных удобрений. Он писал, что под влиянием улучшения обеспечения азотом луга с сообществами, в которых преобладает ксерофит костер безостый, до крупноосоковых лугов превращаются в луга с сообществами, в которых преобладают лисохвост луговой и райграс высокий. Ему принадлежит фраза: «Парадоксально, но факт. Азот может заменять кислород». Элленберг, конечно, понимал, что азот не может заменять кислород, но под влиянием улучшения обеспечения растений и сапротрофных почвенных организмов азотом значительно улучшается аэрация плохо аэрируемых лугов.

В 1963 г. была опубликована его монография «Растительность Средней Европы и Альп». Эта выдающаяся региональная геоботаническая монография. В ней с большой глубиной рассмотрено разнообразие растительности Средней Европы и Альп.

В Цюрихе началось плодотворное сотрудничество Элленберга с Д. Мюллер-Домбуа. Они провели ревизию системы жизненных форм Раункиера (1967), существенно дополнив ее, и на основе созданной им системы жизненных форм создали эколого-физиономическую классификацию растительности земного шара (1974).

Элленберг принял участие в организации работ по международной биологической программе. Кроме того, он преподавал в местном университете. Осенью 1967 г. скончался заведующий кафедрой геоботаники в Гёттингенском университете профессор Форбс, и на освободившееся место пришел Элленберг. В Гёттингене он провел ряд конструктивных преобразований. Прежде всего преобразовал кафедру ботаники в кафедру геоботаники. Создал на территории Ботанического сада проектно-экспериментальную базу, где в основном силами аспирантов проводились экспериментальные исследования, связанные с применением на лугах удобрений. Им организовано особое издание геоботанических монографий под названием «Scripta geobotanica». Наибольшее внимание и наибольшее время в Гёттингене Элленберг уделял проблеме изучения экосистем. Он возглавил координацию работ по проекту Золинг, где силами разнообразных специалистов были проведены длительные двадцатилетние исследования букового леса. В этом исследовании приняли участие климатологи, почвоведы, зоологи, специалисты по различным видам животных, микробиологи, микологи, гидрологи и геоботаники. Общее число высококвалифицированных исследователей составляло несколько десятков человек. Они были сотрудниками различных (более 10) исследовательских учреждений, из многих городов. Нужно было иметь выдающиеся организаторские способности, чтобы координировать такую работу. Эти способности у Элленберга были.

Элленберг организовал издание ряда важных книг по теоретическим вопросам и методике экосистемных исследований и сам опубликовал ряд обобщающих работ (1973). Элленберг установил, что термин «экологическая система» был впервые использован гидробиологом Вольтереком (Volterezk, 1926). Экология — биологическая наука, поэтому наименование экологическая, экологический правомерно относить лишь к организмам и их ценозам, а не к биокосным системам. Использование

термина «экосистема» Вольтереком представляется более правомерным, чем «биокосная система» Эйнсли. Из этих соображений следует признать неудачным принятый у нас термин «экотоп», а более удачным — термин «биотоп», используемый Элленбергом. Если быть более точным, то следует говорить об аэроэдафотопе, а не об экотопе, тем более что термин «экотоп» Р. Уиттекер (1980) использовал в другом смысле.

Элленберг в Гёттингене продолжил разработку проблемы «Азот как экологический фактор». По его инициативе в программу XII Международного ботанического конгресса в Ленинграде (1976) был включен симпозиум «Азот как экологический фактор». Элленберг был председателем на этом симпозиуме. Симпозиум прошел удачно. Аудитория была переполнена. Элленберг сделал доклад, который полностью был опубликован в 1977 г. в «Oecologia Plantarum». Особое внимание в Гёттингене Элленберг уделял проблеме выявления индикаторных свойств растений или экологической характеристике видов растений. В трех изданиях с 1974 до 1991 г. он охарактеризовал более 2500 видов Средней Европы, их отношение к свету, теплу, континентальности климата, увлажнению, реакции почвы, обеспеченности азотом, засолению. Каждый вид был охарактеризован по отношению к перечисленным факторам цифрой по 9-балльной шкале, а к увлажнению — по 12-балльной шкале. Столь обширных, притом разносторонних сведений по экологии видов сосудистых растений никто, кроме Элленберга, не приводил. Книга Элленберга по количественной характеристике экологии сосудистых растений (1986), в том числе многих видов нашей флоры, помогает анализу многих явлений, установленных путем наблюдений в полевых условиях или в эксперименте. Данные Элленберга существенно дополняют экологические шкалы Раменского (1956). Было бы целесообразно издать на русском языке в нашей стране эти шкалы для растений, относящихся к флоре России.

В третьем издании Элленберга также опубликованы шкалы его сотрудников по мохообразным и лишайникам. Эти данные никем в таком объеме и столь разносторонне не публиковались. На основании шкал Элленберга можно сделать ряд дополнительных выводов, в частности о распространении патиентности видов растений (Работнов, 1992). За время пребывания в Гёттингене Элленберг совместно с Мюллер-Домбуа (1974) опубликовал книгу, которую можно рассматривать как учебное пособие по фитоценологии. Достоинством этой книги является то, что помимо классических основ фитоценологии в ней достаточно полно нашло отражение направление Браун-Бланке. Эта книга, безусловно, одно из самых лучших зарубежных учебных пособий по фитоценологии.

В 1972 и 1974 гг. Элленберг совместно с I. Horvat и V. Glavač опубликовал монографию «Растительность Юго-Восточной Европы». За время пребывания в Гёттингене вышло 4 издания монографии Элленберга «Растительность Средней Европы и Альп». В пятом издании (Ellenberg, 1996) — капитальном труде объемом 1945 страниц со списком литературы свыше 2000 названий — была охарактеризована разнообразная растительность Центральной Европы и Альп: лесная, луговая и другие, в том числе и по системе Браун-Бланке. Обстоятельная характеристика таксонов, выделенных школой Браун-Бланке, — это огромный вклад в науку. Ценность браунбланкистского подхода под воздействием Элленберга сильно возросла. К сожалению, Элленберг не использовал данных по экологической характеристике выделяемых браун-бланкистами характерных и дифференциальных видов.

Элленберг изучал растения и растительность, начиная от изучения описания и картирования луговых сообществ, от изучения сорных растений до этапов изучения биокосных систем («экосистем»). Следует отметить, что в течение более 10 лет, работая в Гамбурге и Цюрихе, он публиковал ежегодные обзоры литературы по проблемам геоботаники. Результаты разнообразной деятельности Элленберга — исследовательской, педагогической (Гёттинген, Гамбург, Цюрих, Буэнос-Айрес, куда он выезжал читать лекции), организаторской — очень значительны. Можно удивляться и восхищаться, что ему удалось сделать так много. Большие заслуги Элленберга отмечены избранием его академиком и членом-корреспондентом Академии наук,

почетным членом нескольких научных обществ. Научное наследие Элленберга необходимо изучать. Элленберг был самым выдающимся фитоценологом и экологом растений второй половины XX столетия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Работнов Т. А. О работах Г. Элленберга по каузальному изучению луговой растительности // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 634—638.

Работнов Т. А. Рец. на кн.: Элленберг X. Растительность Средней Европы и Альп. Штутгарт: Эуген Ульмер, 1963 // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 123—128.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978. 384 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. 3-е изд. М., 1992.

Работнов Т. А. Еще раз об экологических шкалах Г. Элленберга // Бюл. МОИП. 1994. Т. 99. Вып. 6. С. 129—130.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 327 с.

Шенников А. П. Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении // ЖОБ. 1942. Т. 3. № 5-6. С. 331—361.

Ellenberg H. Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen- Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Hannover, 1939. 135 S.

Ellenberg H. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden // Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1950. Bd 1. 141 S.

Ellenberg H. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung // Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1952. Bd 2. 143 S.

Ellenberg H. Führt die alpine Vegetations und Bodenentwicklung auch reinen Karbonatgesteinen zum Krummseggenrasen (Caricetum curvilae) // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1953a. Bd 66. H. 7. S. 241—246.

Ellenberg H. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1953b. Bd 65. H. 10. S. 350—361.

Ellenberg H. Naturgemässe Anbauplanung, Melioration und Landespflege // Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. Stuttgart, 1954. Bd 3. 109 S.

Ellenberg H. Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde // Vegetatio. 1954. Bd 5-6. S. 199—211.

Ellenberg H. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde // Einführung in die Phytologie von Heinrich Walter. Stuttgart, 1956. T. 1. Bd 4. S. 3—136.

Ellenberg H. Bodenreaktion (einschliesslich Kalkfrage) // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, 1958a. Bd IV. S. 638—708.

Ellenberg H. Die Bedeutung der Mineralstoffe für die pflanzliche Besiedlung des Bodens // Handbuch der Pflanzenphysiologie. Berlin, 1958b. Bd IV.

Ellenberg H. Kausale Vegetationskunde und Grünlandwirtschaft. Probleme der Grünlands // Tagungsberichte. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, 1958 c (1959). N 16. S. 43—48.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler dynamischer und historischer Sicht. Stuttgart, 1963. 943 S.

Ellenberg H. Montane vegetation and productivity in the tropics with special reference to Peru // Ecosystem and productivity. IUCN. 1964. Pt 2. S. 172—177.

Ellenberg H. Vegetations- und bodenkundliche Methoden der forstlichen Standortskartierung Ergebnisse eines internationalen Methodenvergleichs in Schweizer Mittelland. Zürich, 1967. 298 S.

Ellenberg H. Wege der Geobotanik zum Verständnis der Pflanzendecke // Naturwissenschaften. 1968a. Bd 55. N 10. S. 462—470.

Ellenberg H. Zur Stickstoff-und Wasserversorgung ungedüngter und gedüngter Feuchtwiesen — ein Nachwort. Zürich, 1968b. S. 194—200.

Ellenberg H. Ökosystemforschung. Ergebnisse von Symposien der Deutschen bot Ges. und der Ges. für angew. Botanik in Innsbruck, Juli 1971. Berlin, 1973. XVI. 280 S.

Ellenberg H. Integrated experimental ecology. Methods and results of ecosystem research in the German solling procet. Berlin, 1971. 214 S.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobot. 1974. Bd 9. 97 S.

Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas (= Indicator values of vascular plants in Central Europe). Göttingen, 1979. 122 S.

Ellenberg H. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen on ökologischer Sicht. Stuttgart, 1986. 989 S.

Ellenberg H. et al. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. Göttingen, 1991. Vol. 18. 248 S.

Ellenberg H., Mueller-Dombois D. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions // Ber. Geobot. Inst. 1967. H. 37. S. 56—73.

Ellenberg H., Mueller-Dombois D. Aims and methods of vegetation ecology. New York, 1974. 547 p.

Ellenberg H., Horvat I., Glavač V. Vegetationskarte von Südosteuropa Erläuterungen zur Karte 1 : 2 Millionen. Stuttgart, 1972. 20 S.

Ellenberg H., Horvat I., Glavač V. Vegetation Südosteuropas. Jena, 1974. 768 S.

Ellenberg H., Klötzli F. Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. (Übers von Teil A: E. Badoux). Zürich, 1972. S. 87—930.

Московский государственный университет

Получено 21 VI 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

Christian Körner. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin; Heidelberg: Springer Verlag, 1999. 338 p. Жизнь высокогорных растений. Функциональная экология растений высокогорных экосистем. Берлин, 1999 г. 338 с.

G. NAKHUTSRISHVILI. *CHRISTIAN KÖRNER.* ALPINE PLANT LIFE: FUNCTIONAL PLANT ECOLOGY OF HIGH MOUNTAIN ECOSYSTEMS. 1999

В 1999 г. вышла в свет книга «Alpine plant life». Ее автор — выдающийся ботаник-эколог нашего времени Christian Körner. В книге рассматриваются особенности распространения, структуры и жизнедеятельности растений и растительных сообществ высокогорий. В первую очередь следует подчеркнуть широту охвата проблемы — начиная от биоразнообразия высокогорий и кончая результатами тонких экспериментов по экофизиологии, биохимии и молекулярной биологии высокогорных растений. Объектами для сравнительного анализа были почти все горные системы мира: Европы, Северной Америки, центральной и субтропической Азии, Анд, Японии, Новой Зеландии, Австралии, Новой Гвинеи, Гаваи, Афро-Альп, Кавказа и др. Столь широкая экологическая география книги основывается не только на данных различных авторов, но и на экспериментах самого Körner и его сотрудников, проведенных в различных горах земного шара. Это хорошо видно и по иллюстративному материалу. Так, например, из 243 рисунков и 47 таблиц авторскими являются более 150 рисунков и 14 таблиц. По моему глубокому убеждению, в эколого-ботанической литературе это первый случай, когда в различных точках высокогорий эксперименты выполнены по единой методике и одними и теми же приборами.

В результате анализа большого количества литературы (рассмотрено 800 литературных источников) автор книги дает интересную и технически оригинально выполненную гистограмму, отражающую состояние изученности функциональной экологии альпийской растительности мира.

Книга состоит из 17 глав. Глава 1 посвящена общим вопросам жизни растений и концепции ограничения распространения растений и растительных сообществ по высотному градиенту. Здесь же приводится история и современное состояние экологии высокогорных растений. Следующие главы (2—6) касаются альпийской зоны и характеристики условий обитания высокогорных биомов. Автор в самой лаконичной и доходчивой форме дает богатую информацию о флористическом разнообразии почти всех горных экосистем. Для этого он приводит им же удачно построенные графики и таблицы. При анализе растительного мира высокогорий Körner проявил себя как самый искушенный геоботаник. Для изучения биоразнообразия он предлагает ряд новых подходов и методов. Большой интерес представляют главы, в которых характеризуется физическая среда обитания высокогорных растений на различных высотах (от 1600 до 6000 м над ур. м.). Самым подробным образом охарактеризованы температурный и радиационный режимы, почвы, снежный покров различных горных систем умеренного и тропических климатов и, что особенно интересно, каждый из этих параметров рассматривается в тесной связи с растениями и растительными сообществами. Следует особенно отметить, что большинство из этих наблюдений

выполнены самим автором. Взаимоотношения растений и физической среды обитания превосходно иллюстрированы различными графиками и фотоснимками.

Специальная глава посвящена высокогорной границе леса. Подчеркивая актуальность изучения этого экотона в связи с ожидаемым глобальным изменением климата, Körner особо выделяет вопрос о взаимоотношении климата и роста растений. Интересно функциональное разъяснение высокогорной границы леса как природного феномена, свойственного умеренному и тропическому климатическим поясам. Интересны также результаты исследований по накоплению углерода и росту древесных растений на границе леса. Данная глава богата интересным фактическим материалом и новыми идеями о границах леса в различных горных системах в настоящем и будущем.

Основываясь на фундаментальных исследованиях W. Larcher (1987) по климатическому стрессу растений, Körner развивает и уточняет некоторые понятия данного явления, приводит интереснейшие результаты по механизмам выживания растений в экстремальных условиях высокогорий.

В последующих главах (9—13) рассматриваются отдельные экофизиологические параметры: водный режим, минеральное питание, накопление и расход углерода (фотосинтез, дыхание), а также особенности роста растений и пр. Совершенно оригинальны результаты исследований деления клетки и формирования ткани (глава 14) у растений, произрастающих в экстремальных условиях высокогорий. После этого автор касается вопроса продукции растениями биомассы (глава 15), а также структуры ее распределения в различных горных экосистемах. Большой интерес представляет таблица 15.4, в которой для 10 горных систем (от Альп до Новой Гвинеи) приводятся данные по различным показателям растительной массы.

Предпоследняя глава является логическим продолжением главы о продукции фитомассы. В данной монографии впервые обобщены результаты изучения функциональных аспектов репродуктивной экологии альпийских растений.

Последняя глава посвящена одной из самых актуальных проблем современности — глобальному изменению климата. По мнению автора, на высокогорные экосистемы наиболее негативное влияние может оказывать деятельность человека, а не глобальное изменение климата.

Без преувеличения можно сказать, что рецензируемая книга является мировым научным достижением в области экологии высокогорий. Столь высокий уровень можно объяснить фундаментальными знаниями автора в области естественных наук, а также его незаурядными способностями в изобретении полевых экологических приборов, умением использовать современные научно-технические достижения и, наконец, превосходной научной школой проф. W. Larcher, совместной работой с большим знатоком физики окружающей среды и высокогорий проф. A. Černuska.

Я могу только сожалеть, что в книге не полно отражены результаты исследований по биоморфологии и ритмике развития растений на больших высотах Кавказа и Памира.

Надеюсь скоро увидеть и второе, дополненное издание этой замечательной книги.

© Г. Ш. Нахуцришвили

Институт ботаники АН Грузии
Тбилиси
E-mail: gia_n@usa.net

Получено 13 XI 2000

ХРОНИКА

УДК 061.3 (100)

О 43-М СИМПОЗИУМЕ МЕЖДУНАРОДНОЙ АССОЦИАЦИИ ГЕОБОТАНИКОВ (IAVS) (23—28 июля 2000 г., Нагано, Япония)

I. N. SAFRONOVA, T. K. YURKOVSKAYA. ON THE 43[rd] SYMPOSIUM OF THE INTERNATIONAL ASSOCIATION FOR VEGETATION SCIENCE (IAVS) (23—28 JULY, 2000, NAGANO, JAPAN)

43-й симпозиум Международной Ассоциации геоботаников (IAVS) проходил в г. Нагано (Япония) с 23 по 28 июля 2000 г. под названием «От глобальных до локальных перспектив геоботаники: поиски новых парадигм для 21-го века». Перед началом его работы состоялись 4-дневная, после окончания — 15-дневная, а в середине — 1-дневная научные экскурсии. Председателем оргкомитета был один из крупнейших геоботаников Японии профессор **A. Miyawaki**. Основная часть организационной работы была выполнена ботаниками Йокагамского университета.

Форум привлек большое число участников из разных стран мира — более 300, среди них — 11 из России (Санкт-Петербург, Москва, Казань, Улан-Удэ, Владивосток). Почти половину составили представители Японии — страны-организатора.

Программа симпозиума была насыщенной и разнообразной. Каждый день начинался пленарными заседаниями с 4 докладами ведущих геоботаников мира, затем следовали секционные заседания, объединенные в 4 крупные темы.

А. Охрана и реставрация растительности в прошлом, настоящем и будущем. По этой теме работали 8 секций: 1. Разнообразие в широком смысле. 2. Разнообразие в различных регионах. 3. Разнообразие и лесоводство. 4. Охрана растений на уровне сообществ. 5. Восстановление лесов. 6. Восстановление травяных экосистем и маршей. 7. Стабилизация почв и склонов. 8. Ландшафтная экология.

В. Изменения растительности в связи с изменениями окружающей среды. По данной теме работала 1 секция — Глобальные изменения.

С. Экология растительности. Тема объединила наибольшее число секций: 1. Синтаксономия. 2. Растительность Восточной Азии. 3. Картографирование растительности. 4. Окружающая среда и антропогенное влияние. 5. Нарушения и сукцессии. 6. Биология растений. 7. Популяционные процессы как механизмы формирования сообществ. 8. Экофизиология. 9. Анализ закономерностей структуры растительности.

Д. Геоботаника и социально-экономические проблемы. По теме работала 1 секция того же названия.

Каждая секция включала как устные доклады, так и постерные сообщения. Всего было заявлено 126 постеров, но некоторые из них не были представлены. Постеры были интересны по содержанию и очень хорошо оформлены.

Пленарные доклады были посвящены крупным проблемам геоботаники, таким как изменение растительности в связи с глобальными изменениями среды, синтаксономия, картографирование растительности, растительность островной Юго-Восточной Азии, значение растительности для жизни человечества, реставрация растительности. В качестве пленарных докладчиков выступили: **E. O. Box** (США) с сообщением «Большие пробелы знаний в области глобальных изменений»; **S. Dfaz**

(Аргентина) — «Характерные черты растений, биоразнообразие и экосистемные процессы»; **H. Dierschke** (Германия) — «Синтаксономия: развитие в 20-м столетии и главная задача в 21-м веке»; **B. von Droste** (Франция) — «Мировое наследие в опасности. Выход в сохранении биоразнообразия»; **A. Farina** (Италия) — «Новые парадигмы ландшафтной экологии»; **F. B. Golley** (США) — «Зеленая окружающая среда — как основа жизни человека»; **G. Grabherr**, **M. Gottfried** and **H. Paull** (Австрия) — «Воздействие климатических изменений в альпийских условиях: наблюдения и прогнозы»; **H. Lieth** (Германия) — «Менеджмент климат/растительность. Прогноз на следующее столетие»; **D. Mueller-Dombois** (США) — «Задачи экологии растительности в сети PABITRA»; **M. Ohsawa** and **I. Nitta** (Япония) — «Экоморфологический анализ субтропических/умеренно-теплых гумидных вечнозеленых широколиственных лесов в Восточной Азии»; **M. W. Palmer** and **P. Earls** (США) — «Количественные методы для усовершенствования списков видов»; **F. Pedrotti** (Италия) — «Картографирование растительности в Европе: история, развитие и применение»; **J. Pfadenhauer** (Германия) — «Восстановление богатовидовых травянистых экосистем в Центральной Европе: цели, концепции, методы, успехи»; **E. Pignatti** (Италия) — «Природное наследие и человечество: роль растительности»; **S. Pignatti** (Италия) and **E. O. Box** (США) — «Принципы геоботаники»; **R. Pott** (Германия) — «Геоботаника перед началом 21-го столетия»; **J. Rodwell** (Великобритания) — «Культурная ценность растительности: могут ли здесь быть новые парадигмы?»; **R. Sharitz** (США) — «Пойменные леса: динамика растительности и экосистемы»; **T. Shimizu** (Япония) — «Очерк флоры Японии со специальным акцентом на префектуру Нагано».

Пленарные доклады, сопровождавшиеся великолепными иллюстрациями, имели, с нашей точки зрения, несколько популярный характер. По-видимому, это объясняясь тем, что большинство докладчиков представляют университетскую науку, являясь профессорами, привыкшими к чтению лекций перед студенческой аудиторией. Это несколько непривычно для нас, представителей академической науки.

Секции работали параллельно, и услышать все доклады было невозможно, однако общее представление об их содержании можно было получить из опубликованных тезисов и непосредственного общения с участниками симпозиума.

Мы в качестве докладчиков участвовали в секции по проблемам картографирования растительности. Ее работе предшествовал пленарный доклад проф. **F. Pedrotti** (Италия) «Картирование растительности в Европе: история, развитие и применение». В докладах на секции большое внимание было уделено использованию ГИС при составлении карт растительности и разработке специальных моделей. Так, доклад **V. L. Carranza** et al. (Рим, Италия) был посвящен созданию с помощью ГИС на основе карты потенциальной растительности нейтральной модели для оценки ландшафтной структуры. **Т. В. Рогова** (в соавторстве с **Г. Шайхутдиновой**) (Казань, Россия) рассказала о подходах к картографированию флоры и растительности с использованием ГИС-технологий для выделения экологических регионов в бассейне Средней Волги, которые предлагаются геоботаниками Республики Татарстан. **Y. Kusumoto** (Иокогама, Япония) доложил о том, как осуществляется классификация и картографирование потенциальной растительности в Японии с использованием ГИС; **H. Ohta**, **K. Fujiwara** (Иокогама, Япония) — об использовании в школах Японии баз данных для ГИС-картографирования растительности при изучении окружающей среды. **K. Fujiwara**, **Y. Kusumoto** (Иокогама, Япония) в своем докладе предложили алгоритм карты потенциальной растительности. Наши доклады были посвящены 2 крупным картам: России и Азии. **И. Н. Сафронова** сделала доклад «Подходы к созданию карты растительности Азии», **Т. К. Юрковская** — «Карта растительности России для Национального атласа». Мы постарались привлечь внимание к методам русской картографической школы и остановились на особенностях создания каждой карты.

Картографические работы в виде стендовых докладов обсуждались на постерной сессии. Среди них масштабностью выделялась «Карта растительности Европы м. 1 : 2 500 000», представленная проф. **U. Bohn** (Бонн, Германия). Данная карта —

итог многолетнего международного сотрудничества ученых 22 стран Европы, в том числе и России.

Все доклады картографической секции (и устные, и постерные) вызвали интерес и сопровождались обменом мнений.

Кроме секций в отдельное рабочее совещание, организованное проф. **D. Mueller-Dombois** (Гавайи, США), была выделена проблема PABITRA (Тихоокеанско-Азиатская трансекта по изучению биоразнообразия). На нем обсуждался большой круг вопросов: мониторинг биоразнообразия на тихоокеанских островах, взаимозависимость жизнедеятельности человека и биоразнообразия островов, влияние наводнений на биоразнообразие и экосистемы и др.

На общем заключительном научном заседании состоялась «panel discussion» под девизом всего симпозиума с председателем **S. Pignatti** (Италия) и 14 участниками, в число которых вошли: **E. Box** — президент Международной ассоциации геоботаников (США), **S. Diaz** (Аргентина), **A. Farina** (Италия), **F. Golley** (США), **W. Haber** (Германия), **A. Miyawaki** (Япония), **H. Lieth** (Германия), **E. Pignatii** (Италия), **F. C. M. Piña-Rodrigues** (Бразилия), **O. Kawanobe** (Япония), **J. Rodwell** (Великобритания), **И. Н. Сафронова** (Россия), **R. Sharitz** (США), **R. Wang** (Китай). Каждый из них в 5-минутном выступлении сфокусировал внимание присутствующих на одной из проблем геоботаники, которая, по их мнению, должна продолжать развиваться или начаться в 21-м веке.

В середине работы симпозиума, 26 июля, для всех участников были организованы 9 однодневных научных экскурсий. Они продолжались всего лишь до 16 ч, но благодаря хорошей и четкой организации за столь короткое время удалось увидеть многое. Японские геоботаники постарались показать разнообразие природы префектуры Нагано. Так, те, кто поехал в горы Шига, познакомились с субальпийскими хвойными лесами из *Tsuga diversifolia*, *Thuja* и других, в горах Каянодайра — с лесами из *Fagus crenata*, которые на о-ве Хонсю типичны для побережья Японского моря; в Тсугайке участники симпозиума посетили болота и субальпийские леса из *Abies mariesii* и *Betula ermani*; в горах Утсукушигахара и Киригамин — поднялись в субальпийский пояс к полуестественным лугам и болотам; в горной области Хаппон — увидели кустарниковую растительность и альпийские верещатники на серпентинитах; в долине р. Инадани — вторичные леса с *Castanea crenata*, *Quercus serrata*: в горах Тогакуши — заболоченные леса с *Ulmus davidiana*, *Quercus mongolica* var. *grosseserrata* и *Alnus japonica*; на экскурсии в Кисо участники посетили естественный лес из *Chamaecyparis obtusifolia*, который считается одним из трех наиболее прекрасных лесов Японии, а также старый город Нараи-шуку Эдо-периода; были показаны агроландшафты в центре префектуры Нагано и у подножия Кита Альп.

В 16 ч все собрались в 50 км от г. Нагано для посадки деревьев в будущем парке «Имени 43-го симпозиума IAVS», которой руководил неутомимый председатель оргкомитета проф. **A. Miyawaki**. День завершился большим праздничным представлением с обильным угощением.

В работе 43-го симпозиума IAVS принимали участие студенты (в преобладающем большинстве из Японии). 3 из них выступили с устными докладами, 14 — представили постеры. Лучшие студенческие работы были отмечены премиями. Студенческие работы оценивались очень серьезно, без скидок на молодость, особой комиссией из ученых разных стран (от России в нее вошла д. б. н. **И. Н. Сафронова**).

В заключение хочется отметить, что симпозиум был организован на очень высоком уровне. Заседания проходили в одном из крупнейших отелей г. Нагано. Пленарные доклады заслушивались в большом конференц-зале, часть которого была отведена для постеров. Церемония открытия, торжественная и праздничная, состоялась в культурном центре префектуры и началась исполнением классической музыки детским скрипичным оркестром. На сцену в президиум были приглашены секретариат IAVS и высокие гости, среди которых представитель императорской фамилии и префект Нагано. Все члены президиума имели большие красные банты на лацканах пиджаков и парадных костюмов. На одном из приемов участников симпозиума

приветствовали жители разных городов префектуры Нагано, угощая местными блюдами и саке. Было организовано представление национальных обычаев и танцев (в танцах в конце концов участвовали почти все присутствующие). Очень теплым был заключительный ужин и вся церемония закрытия. Проф. **K. Fujiwara** — один из ведущих членов оргкомитета — представила тех, благодаря которым работа симпозиума прошла успешно. Каждая страна выступила с песней на родном языке, а в заключение все участники сфотографировались на память. Все это помогло установить более тесные научные контакты вне официальных рамок и регламента и преодолеть языковые барьеры.

43-й симпозиум IAVS показал разнообразие интересов геоботаников и общность ведущих проблем. Проведение симпозиума в Японии оставило очень благоприятное впечатление о развитии нашей науки в этой стране: среди геоботаников много молодежи, широко внедряются новые методы и, конечно, используется прекрасная техническая база.

Спасибо организаторам симпозиума. Мы счастливы, что приняли участие в этом симпозиуме. Мы не так много увидели, так как были всего лишь неделю и только в префектуре Нагано, но нас поразила Япония — и природа, и ее люди, их внимательность, вежливость, доброжелательность и высокая организованность.

© И. Н. Сафронова, Т. К. Юрковская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: irinasaf@is1189.spb.edu

Получено 28 XI 2000

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2001. Т. 86. № 4)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

Ископаемые растения — plantae fossiles

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2001. VOL. 86. N 4) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2001. Т. 86. № 4) Стр.

В целях ускорения публикации статей текст необходимо представлять на дискете 3.5 дюйма (в дополнение к машинописному оригиналу). Для компьютерной верстке журнала используются IBM PC совместимые компьютеры и программы, работаюшие в среде Windows. Для компьютерного набора статей предпочтительно применение текстовых процессоров Word 6.0.

УВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ!

Редакция напоминает, что присылаемые иллюстрации должны отвечать следующим требованиям

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге: все обозначения наносятся только на второй экземпляр, который может быть ксерокопией.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.